

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ÈS SCIENCES NATURELLES

présentée

à la Faculté des Sciences de Paris

par Philippe RICHARD

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES

Sujet de la Thèse :

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES VOIES NERVEUSES
DU RÉFLEXE NEURO-ENDOCRINIEN D'ÉJECTION
DU LAIT CHEZ LA BREBIS

soutenue le 12 décembre 1969 devant la Commission d'Examen

M. P. BUSER, *Président*

Mme D. ALBE-FESSARD,

M. C. THIBAUT,

M. R. DENAMUR

} *Examineurs*

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ÈS SCIENCES NATURELLES

présentée

à la Faculté des Sciences de Paris

par Philippe RICHARD

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES

Sujet de la Thèse :

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES VOIES NERVEUSES
DU RÉFLEXE NEURO-ENDOCRINIEN D'ÉJECTION
DU LAIT CHEZ LA BREBIS

soutenue le 12 décembre 1969 devant la Commission d'Examen

M. P. BUSER, *Président*

Mme D. ALBE-FESSARD,

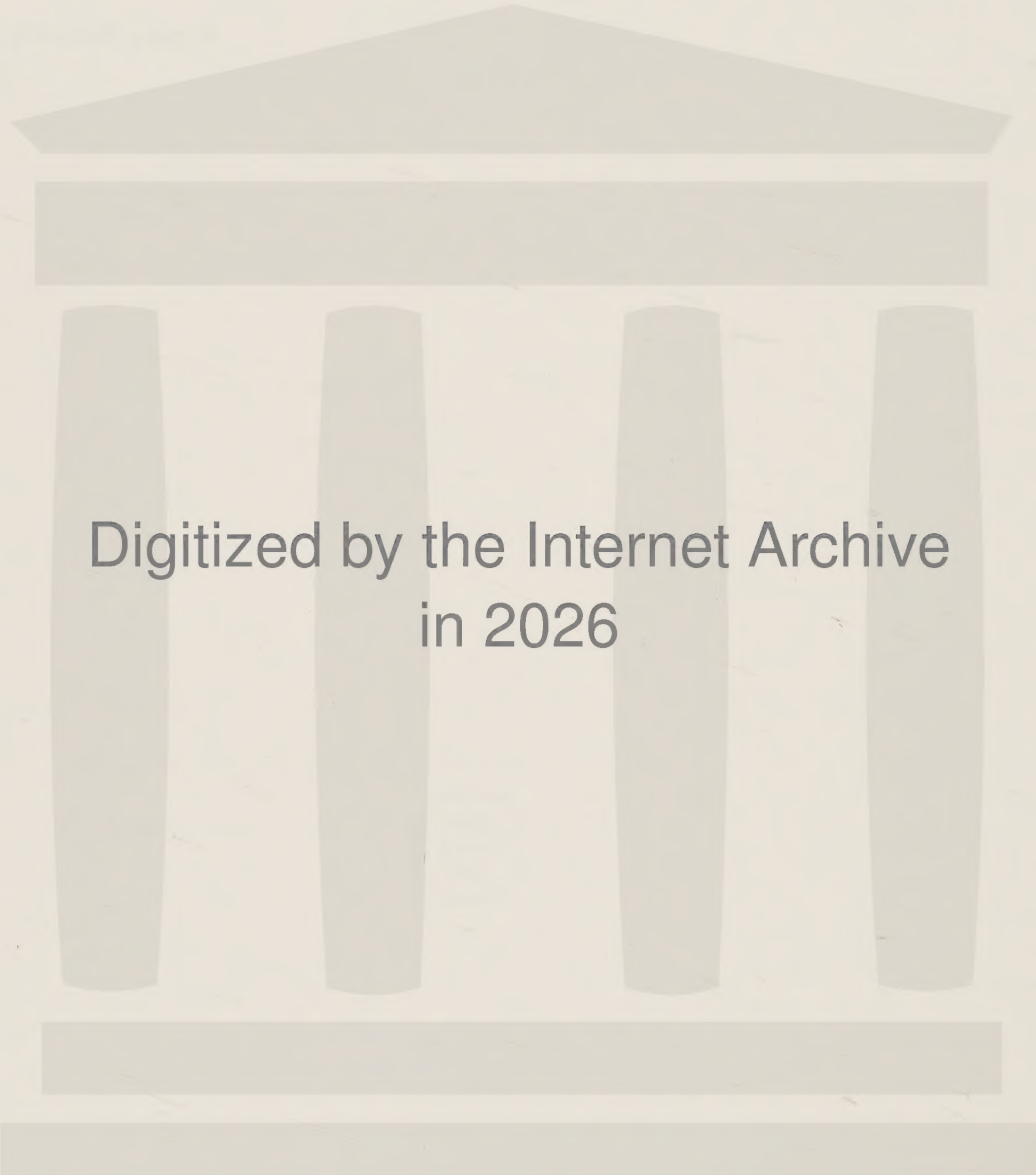
M. C. THIBAUT,

M. R. DENAMUR

} *Examineurs*



à mes Parents



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552201_0010

AVANT - PROPOS

Monsieur le Professeur P. BUSER m'a fait l'honneur d'accepter la présidence du jury de cette thèse et je tiens à l'en remercier.

Les recherches qui font l'objet du présent exposé ont été commencées à l'Institut Marey que dirigent les Professeurs A. FESSARD et D. ALBE-FESSARD. Je les remercie vivement de m'y avoir accueilli, de m'avoir permis d'acquérir les techniques électrophysiologiques et d'avoir pu bénéficier, tout au long de ce travail, de l'assistance dévouée et compétente des différents services du Centre d'Etudes de Physiologie nerveuse. Je suis surtout infiniment redevable à Madame D. ALBE-FESSARD qui a guidé mes premiers enregistrements et m'a fait profiter largement de son expérience et de ses connaissances sur le système nerveux. Qu'elle veuille bien croire à ma profonde et respectueuse reconnaissance.

Ces recherches furent poursuivies dans le Laboratoire de Physiologie de la Lactation, au sein du Département de Physiologie animale de l'Institut National de la Recherche Agronomique. Monsieur le Professeur Ch. THIBAULT, qui dirige ce Département, a bien voulu me faire confiance et m'a laissé la plus grande liberté pour mener à terme cette étude. Monsieur R. DENAMUR m'en a suggéré le sujet. Pendant les années passées dans son laboratoire, j'ai pu apprécier ses vastes connaissances de l'endocrinologie au cours de discussions toujours très enrichissantes. Je remercie Messieurs THIBAULT et DENAMUR de l'aide qu'ils ne m'ont pas ménagée et je leur sais gré d'avoir accepté d'examiner mes résultats.

Une telle expérimentation n'aurait pu être entreprise sans l'aide que m'a fournie le Centre National de la Recherche Scientifique dans le cadre de la R.C.P. 39. Monsieur le Professeur F. STUTINSKY, qui en a la responsabilité, a toujours manifesté beaucoup d'intérêt pour mon travail et m'en a grandement facilité la réalisation. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de mes plus vifs remerciements.

Je n'oublie pas ce que je dois à :

- Monsieur J. LABUSSIÈRE grâce à qui ont pu être conduites les expériences rapportées dans la troisième partie de cette thèse. Nous avons longtemps partagé le même laboratoire dans une sympathique atmosphère.

- Mesdames C. PUISSANT et J. NICOLET qui ont participé à certaines étapes de ce travail.

- Monsieur J. MARTINET, Mesdemoiselles M. AZEMA et J. PALY qui m'ont toujours apporté une aide que j'ai souvent sollicitée.

- Madame N. TRAMASAYGUES et Mademoiselle A. TRINSON qui ont réalisé les illustrations.

- Mesdames A. COMBES et S. LAPLANTE, Monsieur J.L. PIERRE qui ont effectué les photographies.

- Madame D. MOLITANO qui a assuré la dactylographie du manuscrit.

- Monsieur P. PETREQUIN et l'ensemble du personnel de la ferme expérimentale de Brouëssy, notamment Monsieur R. TEYSSONNIÈRE qui a accompli les enregistrements pendant la traite des brebis.

- Messieurs DESHAYES et MENART, Madame MOTTE, dont la diligence a permis une impression rapide de cet ouvrage.

A des titres divers, leur collaboration est pour beaucoup dans la réalisation de ce travail et je suis heureux de pouvoir les remercier ici.

I N T R O D U C T I O N

Chez les Mammifères en lactation, une faible quantité du lait sécrété entre deux tétées ou deux traites (5 à 30 % selon les espèces) s'écoule de façon passive vers les grands canaux galactophores et jusque dans la citerne de la glande mammaire pour les espèces qui en sont pourvues. Cette fraction appelée lait citernal est immédiatement disponible et peut être évacuée hors de la glande mammaire sans l'intervention de l'animal. Le reste de la production ou lait alvéolaire demeure dans les alvéoles et les canalicules qui en partent et ne peut être obtenu qu'après avoir été chassé activement des structures où il est stocké.

Le réflexe neuro-endocrinien d'éjection du lait est le mécanisme physiologique qui provoque l'expulsion du lait hors des alvéoles et des canalicules vers les grands canaux galactophores qui se déversent dans la citerne. Si pour une raison quelconque ce réflexe ne se produit pas, les quantités de lait extraites de la glande mammaire sont minimales et cela équivaut à un défaut de sécrétion. C'est vraisemblablement pour cette raison que les physiologistes ont longtemps confondu les mécanismes d'éjection et de sécrétion. Cette confusion explique pourquoi l'hypothèse neuro-humorale du réflexe ne fut suggérée qu'en 1941, bien que l'on possédât depuis longtemps des faits expérimentaux en sa faveur.

En effet, OTT et SCOTT (1910) puis SCHÄFER (1913) montrent que l'injection d'extraits pituitaires permet d'obtenir le lait. Toutefois, ceci est considéré comme une propriété purement pharmacologique car pour SCHÄFER l'évacuation du lait n'est permise que par un réflexe nerveux segmentaire. De même GAINES (1915) constate que l'allaitement est normal si on

injecte des extraits pituitaires à une chèvre anesthésiée préalablement à la tétée. Cet auteur est cependant le premier à dissocier éjection et sécrétion, mais ses conclusions ne seront pas retenues jusqu'en 1941.

La confusion qui règne alors entre la sécrétion du lait et les mécanismes qui permettent son extraction est soulignée par une théorie ancienne (citée par SMITH, 1959). Dans ce cas il s'agit non pas d'un réflexe d'éjection mais d'un réflexe de sécrétion puisque la synthèse du lait, déclenchée par la stimulation de la glande mammaire, se ferait pendant la traite à partir d'éléments constitutifs rassemblés préalablement.

Par contre HAMMOND (1936) parle d'une évacuation active du lait, mais il l'attribue à un phénomène comparable à une érection provoquée de façon réflexe par la stimulation des glandes mammaires.

Toutes ces théories furent effacées en 1941 par l'hypothèse d'ELY et PETERSEN. Ces auteurs confrontent les résultats obtenus à la suite de sections de nerfs mammaires chez la Vache avec les données de la littérature, et émettent l'idée que la "palpation du trayon, qui accroît si rapidement la pression intra-glandulaire, peut provoquer un influx qui atteint le système nerveux central... lequel stimule le lobe postérieur qui sécrète l'ocytocine dans le sang, celle-ci étant largement responsable de l'augmentation de pression intra-glandulaire". A cette époque bien des données expérimentales manquent pour étayer cette hypothèse, notamment les connaissances sur les mécanismes fonctionnels de la neurosécrétion et des liaisons hypothalamo-neurohypophysaires qui permettront de comprendre la transition entre les phénomènes nerveux et humoraux.

Depuis cette date un nombre considérable de résultats sont venus confirmer les différents points de cette hypothèse maintenant admise de façon générale. Il n'est pas dans notre propos de les analyser, de nombreuses revues générales ayant fait régulièrement le point sur cette question. (Sans être exhaustif, nous pouvons citer CROSS, 1955 a ; COWIE et FOLLEY, 1957 ; HARRIS, 1958 ; DENAMUR et MARTINET, 1959 c ; DENAMUR, 1965 ; AVERILL, 1966 ; CROSS, 1966 ; BENSON et FITZPATRICK, 1966 ; TINDAL, 1966).

Les travaux les plus nombreux qui ont fourni les données les plus cohérentes ont porté sur la neurosécrétion, c'est-à-dire la fonction neuro-humorale et sur la phase humorale proprement dite. Il est maintenant précisé que les stimuli mammaires provoquent une libération d'hormones post-hypophysaires (ocytocine et vasopressine ou hormone antidiurétique) qui gagnent la mamelle par la voie sanguine. Les alvéoles sont entourées de cellules myoépithéliales (RICHARDSON, 1949) dont la contraction sous l'effet de l'ocytocine entraîne l'expulsion du lait vers les canaux galactophores et la citerne (LINZELL, 1955).

Les recherches expérimentales sur la phase nerveuse du réflexe sont plus rares. Il est difficile de réunir les données éparses, incomplètes et souvent contradictoires que nous possédons, pour fournir un schéma anatomique logique ou une explication cohérente du mécanisme physiologique de l'arc nerveux ascendant. Notre travail personnel a eu pour but de contribuer à une meilleure connaissance de cette voie mammo-pituitaire.

Essayons auparavant de rechercher et d'analyser les causes de la pauvreté des connaissances sur les mécanismes nerveux qui préludent à la libération d'ocytocine. On peut regrouper succinctement les recherches

entreprises sur ce sujet sous trois modalités d'approche expérimentale, chacune d'elles se heurtant à des difficultés qui en limitent rapidement la portée.

a) Lésions de différentes structures nerveuses suivies de l'observation post-opératoire du maintien ou de la disparition du réflexe au cours de la tétée ou de la traite. Ce type d'expériences a généralement porté sur des petits animaux de laboratoire (Rattes, Lapines, Cobayes) sur lesquels la disparition des influx d'origine mammaire provoque un arrêt rapide de la lactation (INGELBRECHT, 1935). Il est ainsi difficile de savoir lequel des deux mécanismes (sécrétion ou réflexe d'éjection) est affecté par la lésion. Seuls les petits Ruminants conservent une production laitière presque normale en l'absence de réflexe d'éjection (DENAMUR et MARTINET, 1954, 1959 a,b,c, 1960 ; TVERSKOY, 1958 ; LINZELL, 1960, 1963). Toutefois, Chèvres et Brebis sont les animaux les moins étudiés dans ce domaine. Ainsi pour cette méthode expérimentale le choix de l'espèce est important.

b) Stimulations de différentes structures nerveuses suivies de la mise en évidence extemporanée d'une libération d'ocytocine. Les techniques utilisées pour déceler la décharge hormonale sont l'enregistrement de la contraction utérine, la mesure de la pression intramammaire ou, plus récemment, de l'ocytocinémie. Ces tests se heurtent à des contingences techniques qui sont la sensibilité et la spécificité de l'organe effecteur à l'ocytocine. Ainsi certaines décharges d'hormone peuvent passer inaperçues, alors que des réponses peuvent être produites par des substances autres que l'ocytocine. Enfin, étant donné la multiplicité des structures nerveuses dont la stimulation entraîne une libération d'hormones post-hypophysaires, il est impossible de différencier les voies du réflexe proprement dites de celles qui contrôlent à divers degrés les mécanismes de la libération hormonale.

c) Electrogénèse des centres nerveux supérieurs après stimulation mammaire. Les données expérimentales sur l'activité électrique évoquée dans l'hypothalamus par des stimulations mammaires sont rares et rendues peu démonstratives par l'absence totale de spécificité des cellules hypothalamiques. En effet, celles-ci se caractérisent par une forte convergence hétérosensorielle. De plus, leur réactivité est liée au stade physiologique des animaux et notamment à l'équilibre endocrinien.

Nous nous sommes volontairement abstenu de développer une étude bibliographique dans cette brève analyse, car nous aurons l'occasion de la faire plus en détail par la suite. Ces techniques dont nous venons de voir les limites ont toutefois contribué à établir les faits suivants :

- Quelle que soit l'espèce étudiée les voies ne semblent pas croisées au niveau médullaire ; par contre leur localisation à cet étage est très variable bien que l'homolatéralité laisse supposer une participation du système lemniscal médullaire.

- Aux niveaux supra-spinaux les centres nerveux qui jouent un rôle appartiennent vraisemblablement au système extra-lemniscal.

- Le réflexe d'éjection se trouve sous le contrôle de structures supra-diencéphaliques.

Ces données sont fragmentaires et il existe une apparente contradiction entre les résultats obtenus à l'étage spinal et aux étages supra-spinaux.

Cet ensemble de considérations nous a orienté dans le choix d'une part des méthodes d'investigation, d'autre part de l'espèce étudiée.

Nous avons recherché les voies du réflexe par la technique électrophysiologique dite des potentiels évoqués, procédé maintenant classique dans la recherche des liaisons entre les structures nerveuses. Parallèlement nous avons étudié les effets de lésions de la moelle épinière et de l'encéphale sur le réflexe d'éjection, et dans ce cas il fallait utiliser une espèce sur laquelle sécrétion et éjection sont indépendantes. Nous avons choisi la Brebis qui présente l'intérêt de manifester un réflexe d'éjection facile à mettre en évidence au cours de la traite.

Notre travail comprend trois parties.

1) La première est consacrée à un certain nombre d'études qu'il était nécessaire de réaliser sur la Brebis, cette espèce n'étant pas d'exploration courante en neurophysiologie. Elles consistent en un atlas stéréotaxique, une étude des projections somatiques corticales et sous-corticales et une mise en évidence du faisceau spino-cervico-thalamique.

2) La deuxième partie expose les résultats fournis par l'électrophysiologie sur le trajet des voies afférentes à la tige pituitaire aux niveaux médullaires, mésencéphaliques, diencéphaliques et supra-diencéphaliques.

3) Enfin la troisième partie montre les effets de diverses lésions du système nerveux central sur le réflexe d'éjection pendant la traite.

EXPOSE GENERAL DES TECHNIQUES
ET
METHODES UTILISEES

Toutes les expériences ont été effectuées sur des brebis de race "Préalpes du Sud" au cours des trois premiers mois de lactation. L'usage de la stéréotaxie imposant d'avoir des animaux homogènes, donc de même race, nous avons choisi celle qu'il nous est le plus facile de nous procurer.

Le nombre d'animaux utilisés avoisine 200. Ils se répartissent ainsi : 20 pour la réalisation de l'atlas stéréotaxique, 97 pour des enregistrements électrophysiologiques, le reste ayant subi des lésions chirurgicales du système nerveux central afin d'étudier les modifications du réflexe d'éjection du lait au cours de la traite.

Dans les deux premiers cas les animaux sont sacrifiés en fin d'expérience et la chirurgie ne nécessite aucune asepsie. Au contraire, dans la troisième série expérimentale les brebis opérées sont destinées à la traite et un certain nombre de précautions doivent être prises. Nous envisagerons successivement les deux préparations après avoir décrit la technique stéréotaxique chez les Ovins, celle-ci étant utilisée dans toutes les interventions sauf celles qui se limitent à la moelle épinière. Enfin, un paragraphe sera consacré aux méthodes histologiques ayant servi pour vérifier l'emplacement des électrodes d'enregistrement et la taille des lésions.

I - UTILISATION DE LA METHODE STEREOTAXIQUE CHEZ LES OVINS. ETABLISSEMENT D'UN ATLAS

I) L'APPAREIL

Nous ne décrirons pas la technique proprement dite qui est maintenant classique, et nous nous contenterons d'indiquer les modifications imposées par les particularités anatomiques des Ovins.

Nous utilisons un appareil (Fig. 1 et 2) dérivé du cadre stéréotaxique de HORSLEY et CLARKE (1908) pour Chat ou Singe (type "La Précision Cinématographique"). Les barres d'oreille sont les mêmes, les conduits auditifs du Mouton étant perpendiculaires au plan sagittal.

La fixation du maxillaire supérieur est réalisée par une pièce s'engageant sous la voûte palatine.

Les griffes d'orbite ont une échancrure dans laquelle se loge le rebord orbitaire inférieur (Fig. 3 et 4). Ces pièces coudées à angle droit sont calculées de façon à rendre sensiblement horizontal le grand axe du cerveau. Dans ces conditions le plan horizontal de référence (adopté) fait un angle de 20 degrés avec le "plan de Francfort" habituellement utilisé pour d'autres espèces (le plan de Francfort passe par le porion et le point orbitaire). Une orientation très voisine de la nôtre a été choisie par TRACZYK et PRZEKOP (1963) chez le Mouton uniquement dans un but de contention pour neurochirurgie. Par contre plus récemment TINDAL et al. (1968 a) ont réalisé un atlas stéréotaxique de l'encéphale de Chèvre avec une orientation semblable.

Anatomiquement ce plan de référence horizontal passe par la ligne binaurale et le tiers supérieur de la cavité orbitaire. Il sert de zéro pour le repérage des structures en profondeur. Etant donné les positions relatives des conduits auditifs et de l'encéphale dans la boîte crânienne, nous avons adopté le zéro vrai ou "zéro de Francfort" et non pas le "zéro de HORSLEY-CLARKE" utilisé fréquemment pour les autres Mammifères et situé 10 mm au-dessus.

Le plan sagittal (scissure interhémisphérique) est la référence pour localiser les structures en latéralité droite ou gauche.

Les distances antéro-postérieures sont données en millimètres par rapport au plan vertical passant par les conduits auditifs.

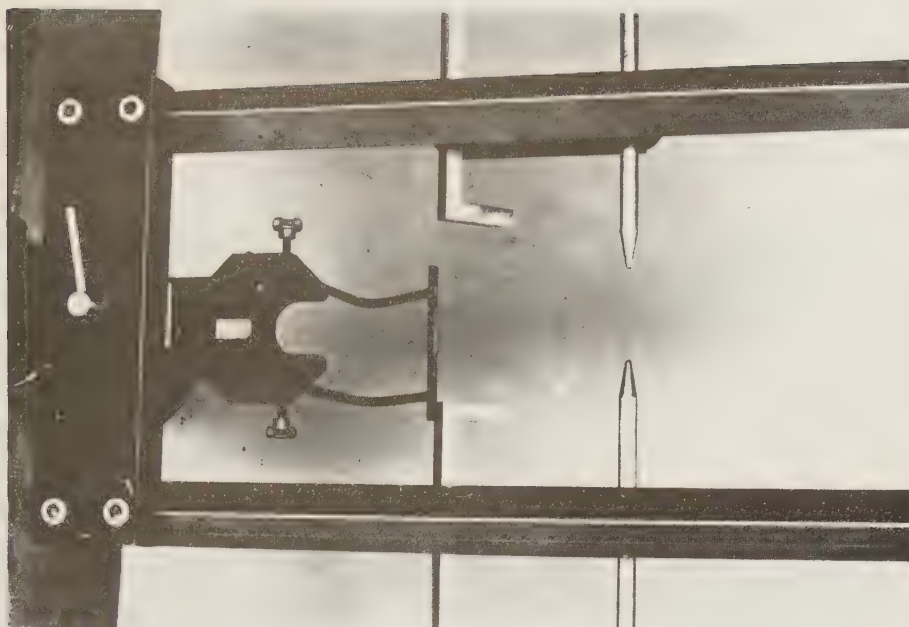


Fig. 1 - Cadre stéréotaxique pour Mouton

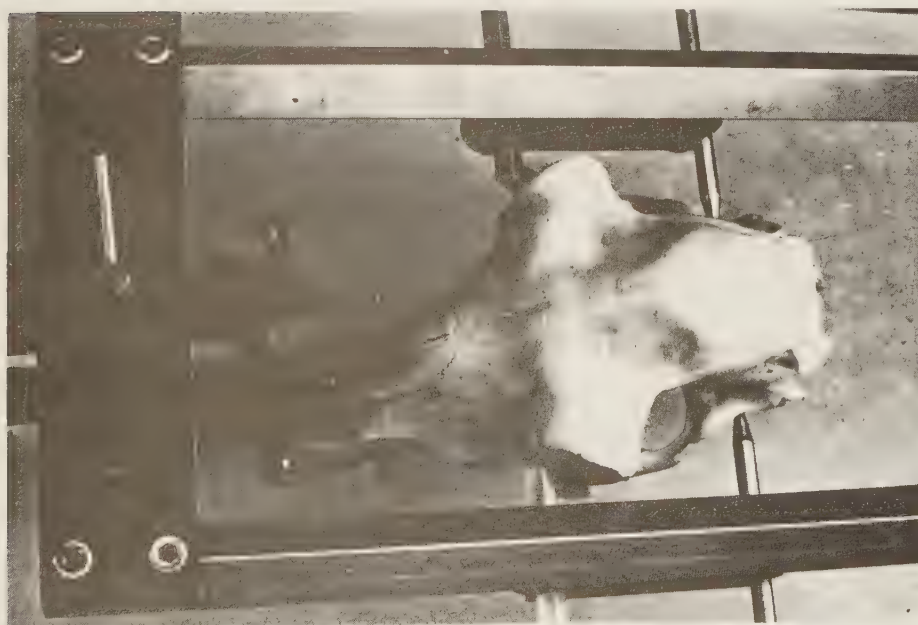


Fig. 2 - Crâne de Brebis en place dans l'appareil stéréotaxique

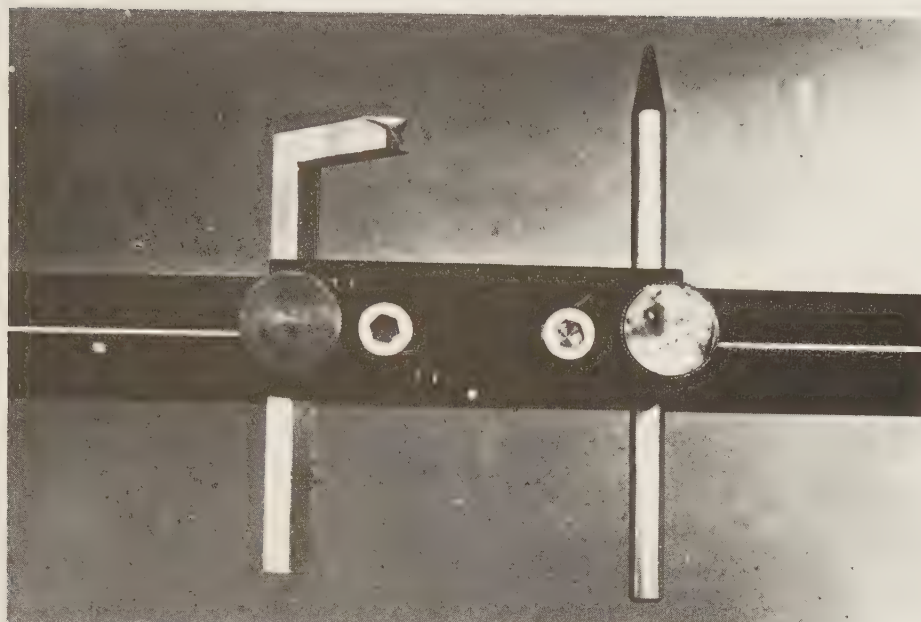


Fig. 3 - Détail des barres d'oreille et des griffes d'orbites

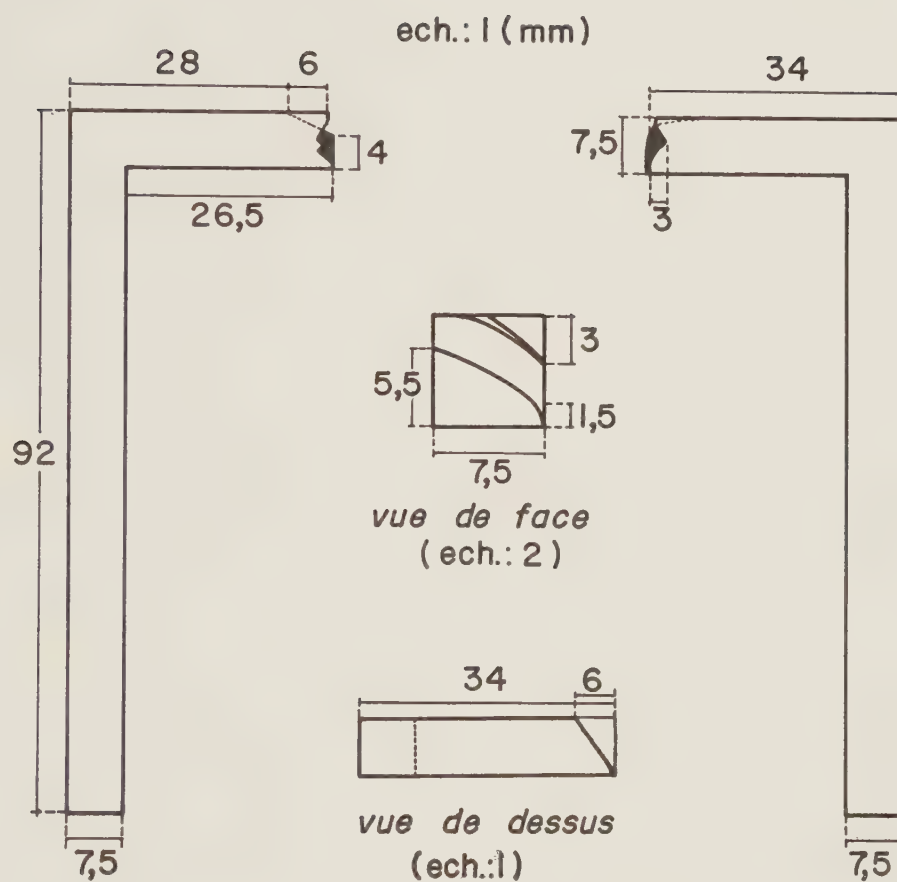


Fig. 4 - Croquis des griffes d'orbites

2) REPERAGE DES STRUCTURES

Les animaux sont anesthésiés selon la technique qui sera décrite ultérieurement pour la réalisation des lésions sur des brebis traites. Toutefois les animaux étant sacrifiés dès que les repérages sont terminés, aucune précaution d'asepsie n'est prise. Nous pratiquons une large trépanation qui s'étend de l'arrière du cervelet au sillon crucié. Etant donné les efforts nécessités par cette préparation et la fragilité des conduits auditifs, l'animal n'est mis en place dans le cadre stéréotaxique qu'après la crâniectomie. Des infiltrations d'anesthésique local (aminocaïne) sont renouvelées régulièrement aux points de compression (yeux et méats auditifs).

Après avoir récliné la dure-mère nous nous assurons que la scissure interhémisphérique est parfaitement centrée au milieu du cadre stéréotaxique. Ceci constitue une vérification de la mise en place correcte de la tête dans l'appareil.

La descente d'électrodes verticales à des coordonnées fixées préalablement (en général aux antériorités 5, 10, 20, 30 et 40 mm, à 8 mm de part et d'autre de la ligne médiane), laisse des traces dans l'encéphale qui permettent de connaître la position exacte des structures en latéralité et antériorité (sachant que l'on fait des coupes sérieées d'une épaisseur de 50 ou 100 μ).

Pour en déterminer la profondeur, nous plaçons deux électrodes horizontales 7 mm de chaque côté de la ligne médiane. Nous évitons la tente du cervelet en les situant à une cote inférieure à 15 mm.

3) CONTROLE DES RESULTATS OBTENUS

Les repérages précédemment décrits, effectués sur 17 animaux, nous ont permis d'établir un atlas provisoire. Afin de vérifier les possibilités d'utilisation, nous avons procédé sur 8 animaux supplémentaires à deux types de contrôle.

a) Contrôle histologique

Sur des animaux préparés dans des conditions identiques nous cherchons à atteindre un certain nombre de structures mésencéphaliques et diencéphaliques à l'aide des coordonnées fournies par le travail précédent.

b) Contrôle électrophysiologique

Nous obtenons sur 5 animaux une vérification plus précise en étudiant par la technique des potentiels évoqués les projections de la face et des membres à différents niveaux du thalamus et du mésencéphale.

II - EXPERIENCES D'ENREGISTREMENTS ELECTROPHYSIOLOGIQUES I

La grande majorité de ces expériences ont été effectuées sur des brebis anesthésiées au chloralose avec une approche stéréotaxique des structures. Nous allons décrire point par point ce processus expérimental. Nous donnerons ensuite les quelques modifications nécessitées dans deux cas particuliers d'enregistrements réalisés par stéréotaxie sur des préparations thalamiques non anesthésiées, et par implantation des électrodes à vue dans la tige pituitaire après l'ablation partielle de l'os sphénoïde sur des brebis anesthésiées.

A - EXPERIMENTATION EN STEREOTAXIE SUR BREBIS CHLORALOSEES

I) PREPARATION DES ANIMAUX

Les brebis sont mises à jeun 24 heures avant le début de l'opération afin d'éviter des vomissements trop importants. Pour accroître la sensibilité de la glande mammaire à l'ocytocine, il est nécessaire que le lait y soit en quantité importante et dans ce but, les agneaux sont séparés des mères pendant les 12 heures qui précèdent l'expérience.

L'anesthésie est obtenue par l'injection intra-jugulaire d'une solution de chloralose (1 %) à raison de 80 mg par kg de poids. Le volume représente 300 à 400 ml selon les animaux et nous l'administrons par une perfusion rapide de 2 à 3 minutes. L'action du chloralose est assez fugace chez les Ovins et il est indispensable d'en réinjecter périodiquement selon les besoins (en moyenne la moitié de la dose de départ toutes les 4 à 6 heures). Le rythme cardiaque écouté au cardiophone constitue un bon témoin de la profondeur de l'anesthésie.

Une sonde trachéale est introduite par trachéotomie. Simultanément des fils de nylon sont placés sur les artères carotidiennes de façon à les retrouver aisément par la suite. Avant de mettre l'animal en position ventrale des électrodes de stimulation sont mises en place sur différents nerfs (voir le paragraphe consacré à la stimulation).

Une trépanation réduite approximativement aux zones d'exploration est effectuée, puis la brebis est fixée dans le cadre stéréotaxique.

L'introduction d'un cathéter de polyéthylène (diamètre = 1 mm) dans la veine jugulaire pour l'injection de drogues, dans la mamelle et parfois dans l'artère carotidienne pour les prises de pression, terminent la préparation.

L'animal est ensuite immobilisé par une injection intraveineuse de flaxedil "SPECIA" (120 mg de gallamine renouvelés toutes les 4 heures), et placé sous respiration artificielle (pompe à expiration passive PALMER 500 cm³).

L'expérimentation peut alors être conduite pendant 12 à 30 heures consécutives suivant les cas. Nous évitons l'hypothermie en amenant la température de la pièce aux alentours de 30°C.

2) ENREGISTREMENT DE L'ACTIVITE NERVEUSE

a) Dérivation corticale

L'enregistrement monopolaire des potentiels évoqués corticaux est réalisé entre une électrode indifférente située sur le sinus frontal et une électrode active posée sur le cortex. Ces électrodes sont constituées par un fil d'argent de 0,4 mm de diamètre dont la pointe mousse est recouverte d'une mèche de coton imbibée d'une solution de Ringer.

b) Dérivation dans les structures sous-corticales à l'aide d'électrodes bipolaires

Nous utilisons des électrodes bipolaires concentriques constituées d'un fil d'acier émaillé (diamètre : 150μ) inclus dans un tube d'acier vernis (diamètre extérieur : 500μ). L'extrémité de cet ensemble est affinée de façon à réaliser un cône dont le sommet est la pointe du fil (électrode focale), la base un anneau dénudé à l'extrémité du tube (électrode indifférente). La distance entre les deux pôles est de l'ordre de 750μ , le diamètre de l'extrême pointe étant inférieur à 50μ . Ces électrodes sont mises en place par stéréotaxie selon les coordonnées que nous avons définies dans l'atlas.

c) Dérivation dans les structures sous-corticales à l'aide de microélectrodes

Les microélectrodes sont destinées à l'enregistrement de l'activité unitaire des fibres de la tige pituitaire. Etant donné l'épaisseur des structures à traverser (environ 4 cm) il est préférable d'utiliser des microélectrodes plus robustes que la micropipette de verre. Nous avons choisi la microélectrode de platine enrobée de verre selon une technique inspirée de celle de WOLBARSHT et al. (1960). Un fil de platine irridié à 25 %, de 300μ de diamètre et de 2 cm de long, est rentré en force dans un tube d'acier. L'affinage du platine est obtenu par électrolyse en courant alternatif (10 à 12 V) dans une solution de cyanure de sodium (50 %) et de soude (30 %). Un morceau de

graphite constitue le deuxième pôle. Lorsque la pointe est inférieure ou égale à 1μ , nous plongeons le platine au travers d'une goutte de verre fondu. En le déplaçant lentement une mince couche de verre recouvre le métal ce qui le rend plus rigide et parfaitement isolé sur le plan électrique. Le tube d'acier et la jonction avec le platine sont ensuite vernis. L'extrême pointe de la microélectrode est recouverte d'une faible épaisseur de noir de platine par une électrolyse de quelques secondes en courant continu (12 V) dans une solution de chlorure de platine (Cl_2Pt) à 1 %. L'anode est constituée d'un fil de platine, la cathode par l'électrode mise en série avec une résistance de 1 megohm.

L'activité unitaire est enregistrée entre la microélectrode et une électrode indifférente (fil de platine) placée sur l'os au niveau du sinus frontal.

d) Matériel d'enregistrement

Les potentiels recueillis par les différents types d'électrodes sont amplifiés par des amplificateurs à lampes à couplage par capacité-résistance de type courant en électrophysiologie (entrée symétrique et sortie asymétrique). La résistance des microélectrodes de platine étant relativement basse (0,8 megohm environ), il n'est pas indispensable de passer au préalable par un étage changeur d'impédance. Les signaux ainsi obtenus sont transmis à un oscilloscope cathodique (TEKTRONIX - type 565) à double faisceau muni d'amplificateurs à haut gain et bande passante réglable. Nous avons adopté la convention habituelle qui admet qu'une déflexion du spot vers le bas traduit une variation positive du potentiel à la pointe de l'électrode. Les tracés sont photographiés sur film à l'aide d'une caméra (type PRECISION CINEMATOGRAPHIQUE) susceptible de fonctionner en appareil photographique (film immobile, spots se déplaçant) ou en caméra (spots immobiles, film se déplaçant).

3) ENREGISTREMENT DES PRESSIONS

a) Pression intra-mammaire

Le cathéter mis en place dans la citerne de la glande par l'orifice du trayon est relié à un capteur de pression "RACIA" qui transforme les variations de pression entre 0 et 30 cm d'eau en différences de potentiel. Après amplification, les signaux obtenus sont également transmis à l'oscilloscope cathodique.

Dans quelques cas pour obtenir simultanément la pression intra-mammaire et la pression artérielle, nous utilisons un enregistreur à plumes (type SANBORN).

b) Pression artérielle

Le cathéter introduit dans la carotide est rempli d'une solution de citrate de sodium à 4 % afin d'éviter la coagulation locale du sang. Il est relié à une tête de pression 0-400 cm d'eau. Les pressions sont transcrites sur un enregistreur à plumes chauffantes équipé de deux pistes (chaîne d'enregistrement SANBORN).

4) TECHNIQUES DE STIMULATION

a) Stimulations périphériques

La stimulation des pattes et de la face est réalisée par deux aiguilles à injection placées sous la peau à 1 cm de distance.

Pour atteindre le nerf inguinal, après avoir partiellement décollé la glande mammaire de la paroi abdominale, nous disséquons sur 2 à 3 cm les branches du nerf qui longent la veine inguinale avant son passage dans le trou inguinal. Deux fils d'argent (0,4 mm de diamètre) espacés d'un centimètre entourent le nerf. Nous plaçons l'ensemble dans une gaine de plastique qui maintient en place les électrodes et évite la diffusion des stimulations aux structures voisines. La plaie est ensuite refermée et les bords maintenus par des agrafes.

Nous procédons de même pour les nerfs saphènes internes qui sont disséqués au milieu de la face interne de la jambe.

Pour des raisons de commodité nous stimulons généralement des nerfs non sectionnés. Compte-tenu de la position ventrale de l'animal et de la situation des nerfs, il est difficile de maintenir des électrodes sur le bout central d'un nerf sectionné. Cependant, nous l'avons fait dans un nombre limité de cas. Par contre en ce qui concerne le nerf pneumogastrique, les stimulations sont appliquées sur le bout central du nerf préparé sensiblement au milieu du cou.

b) Les structures sous-corticales

Nous utilisons les mêmes électrodes que celles qui servent à l'enregistrement. Elles sont également mises en place par stéréotaxie et permettent de stimuler de façon bipolaire ou monopolaire. Dans le premier cas, la stimulation est appliquée entre les deux pôles de l'électrode, dans le second entre un pôle et un fil conducteur placé sur le scalp.

c) Le cortex

Deux fils d'argent à pointes mousses espacées de 2 à 3 mm sont déplacées sur les différentes aires corticales, ou bien nous déposons sur le cortex des petits carrés de papier filtre imbibé d'une solution de strychnine à 5‰ que nous éliminons ensuite par un rinçage avec une solution de Ringer à 35°C.

d) Matériel de stimulation

Les différentes électrodes de stimulation sont reliées à une unité d'isolement haute fréquence alimentée par un générateur d'impulsions rectangulaires réglables en durée, voltage et fréquence et susceptible de fournir des chocs isolés ou des trains de chocs (salve). (Stimulateur St II C "EQUIPEMENT INDUSTRIEL").

Les paramètres étant très variables nous les spécifierons au cours de l'exposé des résultats.

e) La stimulation du vagin

Un ballonnet de caoutchouc relié à un tube de polythène est introduit dans le vagin. La mise en place du ballonnet ou sa présence continue n'ont aucun effet sur la libération d'ocytocine. Le seul stimulus efficace est la dilatation. Il est nécessaire d'atteindre une pression de l'ordre de 10 cm de Hg (DEBACKERE et PEETERS, 1960a,b).

5) TECHNIQUES DE LESION

Afin de rechercher les voies d'origine mammaire ou vaginale afférentes à la tige pituitaire, nous avons pratiqué des destructions aux différents étages du système nerveux central.

a) Section des faisceaux médullaires

Ces interventions sont effectuées à différents niveaux (thoracique, cervical, et à la jonction bulbo-médullaire). Après une laminectomie large, les faisceaux médullaires sont sectionnés à l'aide d'une fine lame de bistouri. Un morceau de Spongel (I.S.H.) imbibé de thrombase (v. thrombase I.S.H. 500) introduit dans la plaie assure l'hémostase.

Pour faciliter l'accès de la jonction bulbo-médullaire nous enlevons le cervelet par succion à l'aide d'un aspirateur chirurgical. L'hémostase est obtenue comme précédemment.

b) Lésions des structures sous-corticales

Une électrode de cuivre dénudée à la pointe est mise en place par stéréotaxie. Les diamètres utilisés varient de 0,6 à 1 mm. La lésion est obtenue par le passage d'un courant haute fréquence, l'électrode de retour étant appliquée sur une masse musculaire ou sur une muqueuse. Le volume du

coagulum dépend de la taille de l'électrode et des paramètres utilisés. L'intensité du courant est généralement de 500 mA pendant un temps variant de 2 à 6 secondes (neurocoagulix MASSIOT-PHILLIPS).

c) Lésions corticales

Les destructions définitives de certaines aires corticales sont réalisées soit par succion, soit par coagulation, soit par badigeonnage à l'aide d'une solution de nitrate d'argent.

L'élimination fonctionnelle momentanée du cortex est provoquée par le dépôt d'un morceau de papier filtre imbibé d'une solution de chlorure de potassium à la concentration de 3 moles/litre. Le ringage avec une solution de Ringer à 35°C permet une récupération rapide.

B - CAS PARTICULIERS

Les différences essentielles concernent l'anesthésie dans un cas, la voie d'approche des structures dans l'autre, la phase pré-opératoire étant la même.

1) LES PREPARATIONS THALAMIQUES

Si l'intérêt du chloralose réside dans le fait qu'il permet d'enregistrer l'activité de structures non primaires, son usage est parfois très critiqué (les causes ont été analysées par ALBE-FESSARD, 1967). Aussi nous avons tenu dans un nombre limité de cas (4) à enregistrer sans chloralose. Les autres anesthésiques diminuant les réponses, nous avons opté pour des animaux éveillés thalamiques. L'injection intra-jugulaire d'1 g de pentothal (thiopental sodique ABBOTT) provoque une brève anesthésie pendant laquelle nous effectuons rapidement la mise en place d'une canule dans la trachée et une large trépanation. Les structures télencéphaliques et rhinencéphaliques sont retirées par succion à l'aide d'un aspirateur chirurgical. L'hémostase, réalisée par des

quantités importantes de Spongel imbibé de thrombase, est facilitée par le clampage des deux artères carotidiennes pendant 5 à 6 minutes. La difficulté essentielle est d'éviter des infiltrations de sang à la base du cerveau. En effet, chaque fois que la tige pituitaire s'est trouvée entourée d'un caillot, quelle que soit la préparation, nous avons toujours constaté une disparition de son activité électrique.

Cette opération terminée, l'animal est immédiatement mis en place dans le cadre stéréotaxique, curarisé et mis sous respiration artificielle. En effet la disparition rapide du pentothal entraîne l'apparition de mouvements anarchiques incompatibles avec la poursuite de la préparation. L'expérimentation est ensuite conduite avec les mêmes méthodes que pour les animaux chloralosés.

2) IMPLANTATION DES ELECTRODES DANS LA TIGE PITUITAIRE PAR LA VOIE PARALARYNGEE

Les brebis anesthésiées au chloralose sont placées en décubitus dorsal. La tête est fixée dans l'appareil stéréotaxique par les barres d'oreilles uniquement, ceci ne constituant qu'un moyen de contention. La tige pituitaire est dégagée après une approche par la voie paralaryngée selon une technique mise au point par DENAMUR et MARTINET (non publiée). Les électrodes sont mises en place dans la tige sous contrôle visuel direct.

Quatre manipulations furent réalisées de cette façon (dont une en microélectrodes). Etant donné la position de l'animal il n'est pas possible d'intervenir sur les autres structures nerveuses et ces expériences n'ont servi qu'à des contrôles que nous décrirons par la suite. Par contre, les stimulations du nerf pneumogastrique et les enregistrements de pression artérielle sont beaucoup plus aisés.

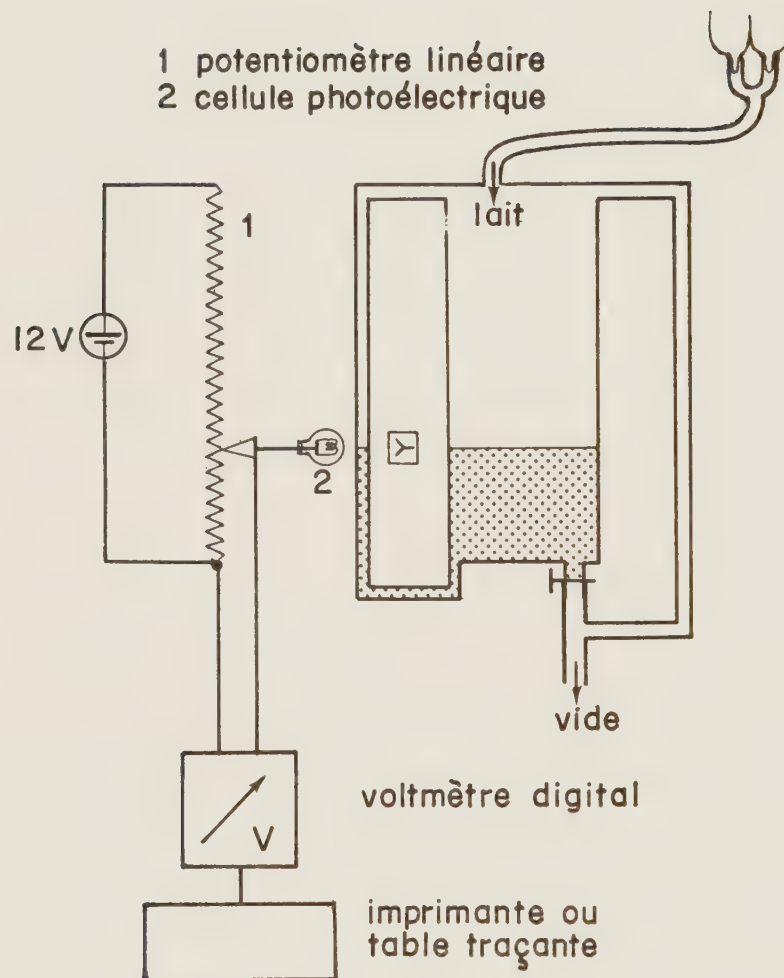


Fig. 5 - Schéma du principe de l'appareil d'enregistrement du débit du lait pendant la traite.

III - LESIONS DE CERTAINES STRUCTURES CENTRALES SUR DES ANIMAUX AYANT UN REFLEXE D'EJECTION AU COURS DE LA TRAITE

1) MISE EN EVIDENCE DU REFLEXE D'EJECTION

La race "Préalpes du Sud" que nous utilisons offre la particularité de donner son lait au cours de la traite en deux émissions successives (LABUSSIÈRE, 1966). La première correspond au lait citernal et la seconde au lait alvéolaire descendu dans la citerne à la suite du réflexe d'éjection du lait (LABUSSIÈRE et al., 1969). Pour mettre en évidence ce réflexe, il suffit de suivre la cinétique de l'évacuation du lait pendant la traite. Ceci est réalisé grâce à un matériel mis au point par LABUSSIÈRE et MARTINET (1964). Nous en donnons le principe sur la Fig. 5 : le niveau du lait qui s'écoule dans un cylindre transparent est suivi par une cellule photoélectrique. Celle-ci est munie d'un curseur qui se déplace le long d'une résistance linéaire alimentée en courant continu. Les variations de résistance proportionnelles au débit du lait entraînent des variations de potentiels enregistrées par un voltmètre digital. Les informations reçues par le voltmètre sont transmises toutes les 4 secondes sur une machine imprimante (qui fournit en valeurs absolues les quantités de lait présentes dans le pot), ou bien sur une table traçante (qui donne les courbes du débit en valeur cumulative).

En outre cette technique permet de connaître le débit du lait pour chaque glande séparément ou pour les deux glandes ensemble.

2) PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Les brebis sont traitées deux fois par jour (6 h et 16 h) dès le troisième jour post-partum à l'aide d'une machine ALFA-LAVAL. Les débits de lait au cours de la traite sont enregistrés pendant 5 jours consécutifs de la troisième semaine de lactation. Nous choisissons les animaux sur lesquels le réflexe d'éjection est net (présence d'une importante seconde émission), et la

semaine suivante ils subissent diverses interventions chirurgicales sur la moelle épinière et un certain nombre de structures supra-spinales.

Généralement la récupération post-opératoire est rapide et les brebis peuvent de nouveau être traites à la machine 24 à 48 heures après l'opération. (Certaines exceptions seront signalées ultérieurement). Au cours de la semaine post-opératoire le maintien ou la disparition du réflexe d'éjection sont vérifiés à l'aide de la technique précédemment décrite. En cas d'absence du réflexe un nouveau contrôle est effectué deux à trois semaines plus tard afin de déceler d'éventuels phénomènes de récupération fonctionnelle.

3) LES INTERVENTIONS CHIRURGICALES

a) Anesthésie

L'anesthésie est induite par l'injection intra-jugulaire d'un mélange comprenant pour 100 cm³, 10 cm³ de nembutal (Pentobarbital sodique ABBOTT), 2 g de pentothal (Thiopental sodique ABBOTT) et 0,08 mg d'atropine. Une sonde à ballonnet, introduite dans la trachée par la voie buccale, est branchée sur un appareil d'anesthésie gazeuse. L'inhalation permanente d'un mélange d'oxygène, de protoxyde d'azote et d'halothane (AVLON) entretient un niveau d'anesthésie aisément réglable. Contrairement à ce que nous avons décrit précédemment, une asepsie aussi rigoureuse que possible doit être maintenue au cours des opérations ci-dessous.

b) Lésions médullaires

La section bilatérale des faisceaux dorsaux de la moelle épinière est réalisée aux niveaux suivants :

- 4e segment sacré (S4)
- 5e segment thoracique (Th5)
- 12e segment thoracique (Th12)
- 4e ou 5e segment cervical (C4 ou C5)

L'interruption unilatérale du faisceau dorsal gauche est faite à la hauteur de la 12^e vertèbre thoracique.

Comparativement aux dissections préparées pour les enregistrements électrophysiologiques, nous avons ici cherché à diminuer l'importance des tissus lésés en travaillant dans un champ opératoire réduit. Une seule vertèbre est endommagée aux niveaux thoraciques et sacrés, alors qu'à l'étage cervical aucune lésion osseuse n'est pratiquée. La distance entre deux vertèbres est suffisante à cet endroit pour atteindre la moelle par une ouverture dans les ligaments inter-vertébraux.

A la fin de l'opération, les plans musculaires sont reliés à l'aide de catgut à résorption lente et la peau est suturée point par point avec du fil de nylon.

c) Lésions des structures centrales

Les coagulations des structures sous-corticales sont effectuées selon la technique utilisée en électrophysiologie. Toutefois, afin de réduire au minimum la trépanation, la tête est placée dans l'appareil stéréotaxique dès que l'anesthésie est établie. Après avoir incisé la peau et décollé le périoste nous repérons le lieu de pénétration de l'électrode et l'os est perforé avec précaution à l'aide d'une fraise de dentiste. L'utilisation de méthodes plus rapides (pince gouge ou trépan de de Martel) mais plus brutales risquent de fracturer les conduits auditifs, ce qui entraînerait de grandes erreurs dans les repérages stéréotaxiques. Nous avons réalisé les opérations suivantes :

- Coagulation des lemnisques médians dans le mésencéphale

Deux électrodes d'enregistrement sont mises en place : l'une dans le noyau ventral postéro-latéral (VPL) du thalamus, l'autre dans le lemnisque médian. Lorsque ce dernier est bien localisé grâce à son activité, il est détruit. L'efficacité de la lésion est contrôlée par la disparition des afférences dans le VPL ipsilatéral.

- Coagulation des noyaux ventraux postéro-latéraux du thalamus.

Les limites fonctionnelles du VPL sont recherchées par électrophysiologie et la destruction est ensuite effectuée selon les coordonnées obtenues.

Le repérage des structures centrales en fonction de leurs propriétés électrophysiologiques accroît considérablement la précision de la stéréotaxie. Ceci est valable seulement lorsque les propriétés sont bien caractéristiques (VPL ou lemnisque médian). Dans tous les autres cas, les lésions sont faites uniquement après localisation stéréotaxique (noyau gris central périaqueducal, formation réticulée mésencéphalique, aires périramillaires et subthalamiques, différents noyaux thalamiques, amygdale et septum).

L'élimination fonctionnelle des zones corticales où se projettent les glandes mammaires est obtenue par succion.

Les volets osseux retirés sont remplacés par du Spongel et la peau est refermée à l'aide de fil de nylon.

IV - LES TECHNIQUES DE CONTRÔLE

Un certain nombre des interventions décrites dans le paragraphe précédent, ont été suivies de contrôles électrophysiologiques. Par contre nous avons fait des contrôles histologiques après toutes les expériences.

I) CONTRÔLES ELECTROPHYSIOLOGIQUES

Deux à trois mois après la section des faisceaux dorsaux médullaires, nous enregistrons les activités évoquées dans les VPL et dans la tige pituitaire par la stimulation des nerfs inguinaux et la dilatation vaginale. La disparition des réponses dans les VPL pour des stimulations caudales à la lésion témoignent de son efficacité.

2) CONTROLES HISTOLOGIQUES

En fin d'expérience, les animaux sont sacrifiés par décapitation (pour les brebis à la traite) ou par l'injection intra-jugulaire d'une solution de chlorure de potassium à 3 moles/litre (après les enregistrements électrophysiologiques). Deux canules sont immédiatement mises en place dans les artères carotidiennes et la tête est perfusée avec une solution d'aldéhyde formique à 10 %.

Afin d'éviter au maximum des rétractions et des déformations, les cerveaux destinés à la réalisation de l'atlas stéréotaxique restent en place, la tête entière étant plongée dans le liquide de perfusion. Après deux ou trois jours, le cerveau ayant durci, il est extrait de la boîte crânienne et placé à nouveau dans le fixateur pendant deux semaines. Pour les autres manipulations (électrophysiologie et lésions chroniques), le cerveau est immédiatement disséqué et fixé comme les précédents. Lorsqu'il y a eu section des faisceaux médullaires, le fragment de moelle épinière lésée est prélevé. Le temps de fixation peut être réduit à quelques jours.

Toutes les pièces sont coupées au microtome à congélation. Le plus souvent les coupes sont colorées par une solution de thionine à 0,1 % (technique dérivée de celle de NISSL). Pour la mise en évidence des fibres nous utilisons la méthode de KLUVER et BARRERA (1953) ou celle de PAGE (1965). Cette dernière est d'un usage plus simple et plus rapide. Toutefois, PAGE ne décrit que la coloration des fibres par le solochrome cyanine. Nous y ajoutons une coloration des cellules par le violet de crésyl.

PREMIERE PARTIE

ETUDES SUR LE SYSTEME NERVEUX CENTRAL DU MOUTON

Nous avons regroupé dans cette première partie un certain nombre de résultats qui ne sont pas liés directement à la recherche des voies nerveuses du réflexe d'éjection du lait, mais qu'il était toutefois indispensable de réaliser chez le Mouton avant d'entreprendre toute autre étude. En outre, ces données ont déjà été établies de façon détaillée sur les espèces utilisées le plus fréquemment pour l'expérimentation électrophysiologique.

CHAPITRE I

ATLAS STEREOTAXIQUE DU CERVEAU DE BREBIS

La méthode stéréotaxique fut introduite en neurophysiologie dès 1908, par HORSLEY et CLARKE. Cependant, elle se répandit lentement parmi les neurophysiologistes, l'absence de cartes du cerveau en étant vraisemblablement la cause. Aussi, cette technique ne prit-elle sa véritable extension qu'à la suite des travaux de l'école de RANSON qui aboutirent à la publication de la topographie des noyaux du diencephale du Chat par INGRAM et al. (1932).

Depuis, de nombreux atlas stéréotaxiques du cerveau (parfois limités à certaines régions), ont été publiés pour différentes espèces. C'est ainsi que pour le Chat, les cartes du diencephale dressées par INGRAM et al. (1932), JIMENEZ-CASTELLANOS (1949), JASPER et AJMONE-MARSAN (1954), BLEIER (1961), furent complétées par des publications sur l'encéphale (SNIDER et NIEMER, 1961 ; REINOSO-SUAREZ, 1961), le tronc cérébral et l'hypothalamus (VERHAART, 1964). Des travaux semblables ont été réalisés sur l'encéphale du Chien (LIM, LIU et MOFFITT, 1960), du Rat (KRIEG, 1946 ; DE GROOT, 1959 ; ALBE-FESSARD et al., 1966), et du Singe (SNIDER et LEE, 1961). Pour cette dernière espèce le thalamus a été décrit par OLSZEWSKI (1952). Les études en stéréotaxie de l'encéphale de Cobaye sont dues à SZENTAGOTHAÏ (1957) et TINDAL (1965), tandis que HOFFMANN (1957) se limitait au tronc cérébral et LUPARELLO et al. (1964) à l'hypothalamus. Quant au Lapin, outre les descriptions de WINKLER et POTTER (1911), il existe des atlas pour l'encéphale (ROSE, 1935 ; MONNIER et GANGLOFF, 1961 ; FIFKOVA et MARSAKA, 1962), le diencephale (SAWYER et al., 1954) et le rhombencéphale (MEESEN et OLSZEWSKI, 1949).

Enfin, il faut signaler le travail de SCHALTENBRAND et BAILEY (1959) pour le cerveau humain et quelques atlas parus récemment concernant des espèces assez peu courantes en laboratoire : la "deermouse", souris du Nouveau Monde (ELEFThERIOU et ZOLOVICKI, 1965), l'Opossum (OSWALDO-CRUZ et ROCHA-MIRANDA, 1967).

En ce qui concerne le Mouton, une carte du bulbe a été dressée par DUSSARDIER (1960) pour une région s'étendant 5 mm de part et d'autre de l'obex. Les études de ROSE (1942 b) sur le diencephale et de DIEPEN (1941) sur les noyaux hypothalamiques ne comportent pas de coordonnées stéréotaxiques, de même que les descriptions d'ARAI pour le thalamus d'espèces voisines : la Chèvre (1939) et la Vache (1941). Aussi, la réalisation d'un atlas de l'encéphale de Brebis est-elle apparue nécessaire à la poursuite de recherches sur les voies nerveuses ascendantes du réflexe d'éjection du lait sur cette espèce.

Etant donné les grandes variations individuelles, nous nous sommes limité à des animaux adultes et de même race. Nous avons effectué ce travail sur des brebis de race "Préalpes du Sud" âgées de deux à trois ans.

I - PRESENTATION DE L'ENCEPHALE

I) MORPHOLOGIE EXTERNE

Les principales scissures et circonvolutions sont indiquées sur les figures 6, 7 et 8.

Les dimensions externes de l'encéphale des brebis de la race Préalpes du Sud sont les suivantes (moyenne de 20 animaux) :

- longueur (lobe postérieur du cervelet - pôle frontal) 77 ± 3 mm
- longueur crête occipitale - pôle frontal : 67 ± 2 mm
- largeur maximum : 60 ± 2 mm

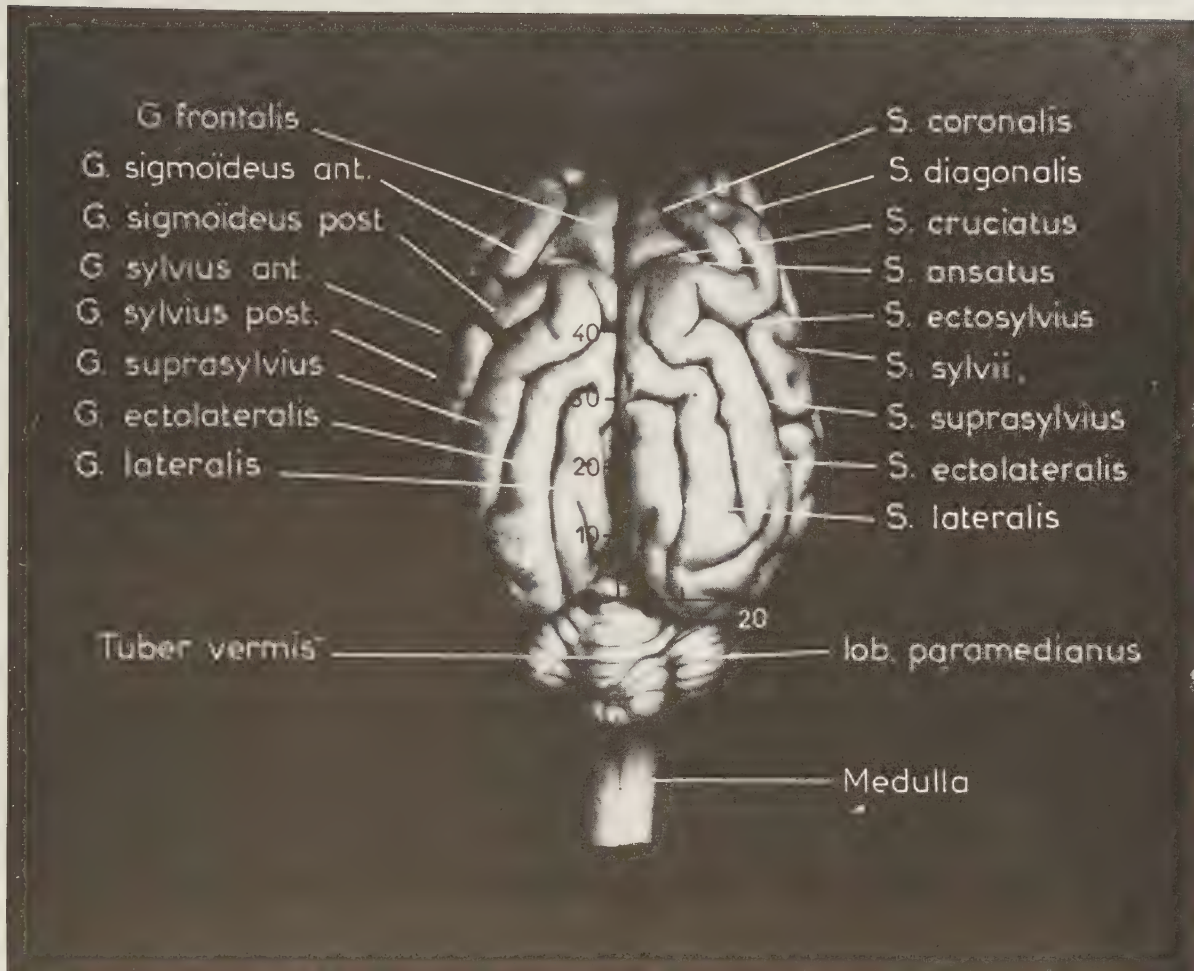


Fig. 6 - Vue dorsale de l'encéphale de Mouton

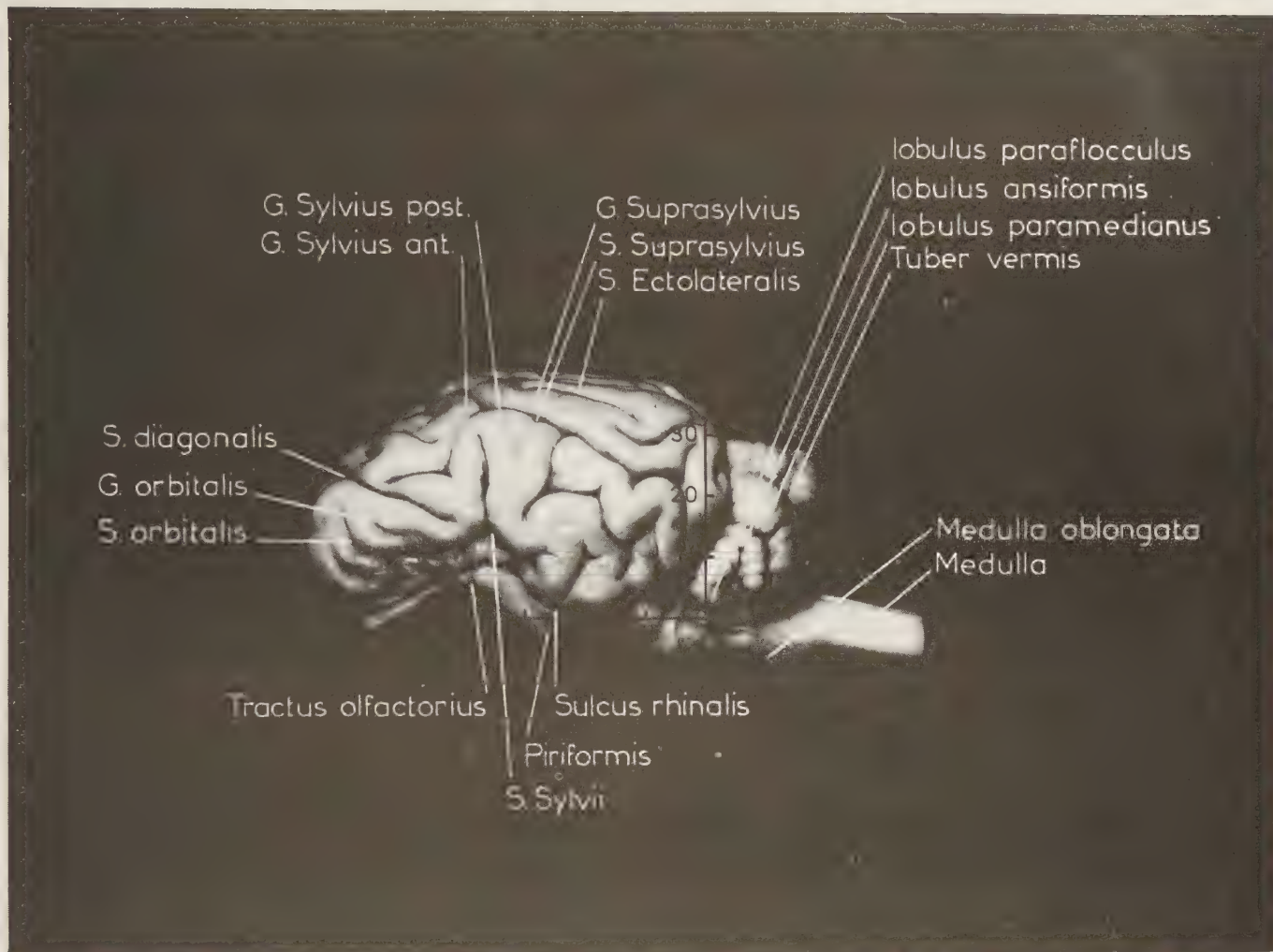


Fig. 7 - Vue latérale de l'encéphale de Mouton

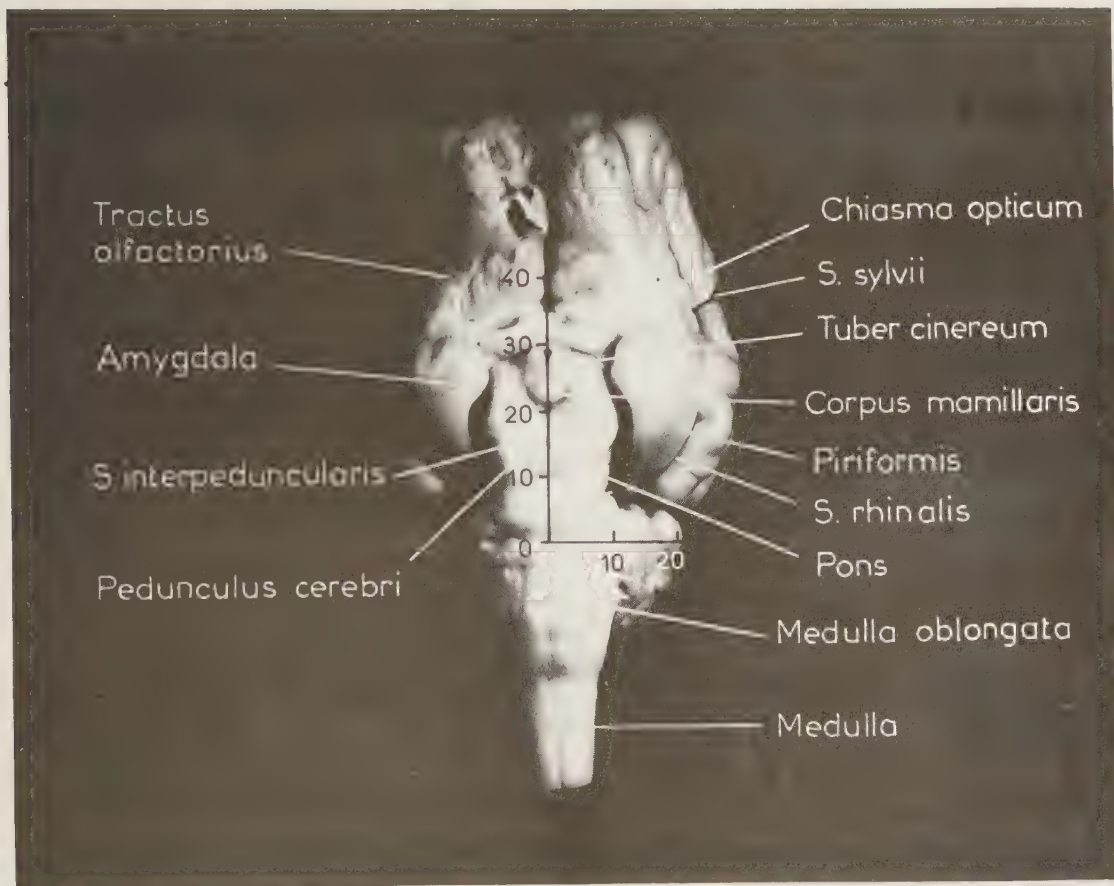


Fig. 8 - Vue ventrale de l'encéphale de Mouton

- largeur au niveau du sillon crucié : $48,5 \pm 2$ mm
- largeur protubérance annulaire : 22 ± 2 mm
- hauteur au niveau de la tige hypophysaire : $38 \pm 2,5$ mm

Les écarts autour de la moyenne représentent les limites extrêmes.

2) VARIABILITE DES STRUCTURES INTERNES ENTRE ANIMAUX

Nous avons étudié les plans millimètre par millimètre de A10 à A35 et nous présentons un encéphale dont les cotes correspondent très bien à la moyenne des coordonnées des cerveaux.

a) Variabilité antéro-postérieure

Entre A10 et A28, il existe une bonne homogénéité. L'emplacement des principaux noyaux ne varie pas au-delà de 1 mm. Rostralement, les déplacements extrêmes sont plus importants et peuvent atteindre 2 mm. Il semble que les variations en longueur de l'encéphale touchent essentiellement la partie antérieure qui s'allonge en avant de l'hypothalamus médian, la masse thalamique étant plus stable.

b) Variabilité dorso-ventrale

La différence entre les coordonnées des structures identiques est de 2 mm pour les deux cerveaux extrêmes. Il faut cependant remarquer qu'au cours des expériences de dérivation électrophysiologique de longue durée, il se produit un affaissement du cerveau dans la boîte crânienne. En effet, si en début d'expérience nous pouvons utiliser les cotes horizontales données par l'atlas, huit heures après la trépanation, il faut descendre de 2 à 3 mm pour retrouver les mêmes régions. Ce phénomène est dû, vraisemblablement, aux pertes en liquide céphalo-rachidien.

c) Variabilité sagittale

Les structures médianes ne sont pas affectées par les variations de taille de l'encéphale. Par contre, les noyaux les plus périphériques du tronc et du diencephale peuvent être décalés au maximum de 1 mm.

3) CAUSES DES VARIATIONS

Nous avons éliminé un certain nombre de causes de variations telles que la race et le sexe. En ce qui concerne l'âge, dans la partie histologique de ce travail, tous les animaux utilisés ont entre deux et trois ans. En effet deux animaux âgés de dix-huit mois ont donné des résultats si hétérogènes que nous avons dû les éliminer.

Pour le contrôle électrophysiologique, les animaux ont 3 ans 1/2 (2), 4 ans 1/2 (2) et 5 ans 1/2 (1). Nous n'avons pas trouvé de différences.

Donc à condition de prendre des animaux ayant au moins deux ans, l'âge ne semble pas être un facteur de variations important. Il en est de même pour le poids, les animaux plus âgés étant également plus gros.

Une des principales causes d'erreur est la position défectueuse dans le cadre stéréotaxique. En effet, les conduits auditifs sont très fragiles et il est essentiel de ne pas les léser. D'autre part, il convient de ne pas s'égarer dans les diverticules cartilagineux qui l'entourent. Il est aisé de vérifier la mise en place en s'assurant que la scissure interhémisphérique se trouve dans le plan sagittal médian.

Enfin, nous avons également choisi de récliner les paupières inférieures afin d'avoir un meilleur contact entre les griffes d'orbite et le rebord orbitaire inférieur. Le fait de laisser la paupière entre la pièce métallique et l'os entraîne un déplacement des structures diencephaliques de 2 mm.

II - RESULTATS DES CONTROLES

La perfusion et la fixation du cerveau par le formol peut entraîner des rétractions ou des déformations et les coordonnées de l'atlas seraient alors difficilement applicables in vivo. C'est pour vérifier la possibilité d'utilisation des cartes que, ainsi que nous l'avons dit précédemment, nous avons effectué des contrôles histologique et électrophysiologique.

1) CONTROLE HISTOLOGIQUE

Nous cherchons à atteindre un certain nombre de noyaux facilement identifiables à l'histologie. Avec une électrode verticale nous descendons dans le noyau rouge, le noyau prétectal antérieur, les noyaux genouillés (latéral et médian), les noyaux du complexe ventro-basal (VPL et VPM), le noyau antéro-ventral et le noyau supraoptique. Enfin nous utilisons une électrode oblique pour atteindre le noyau paraventriculaire de l'hypothalamus.

Les noyaux visés sont atteints avec une erreur très faible, largement compatible avec la variabilité anatomique que nous venons de définir.

2) CONTROLE ELECTROPHYSIOLOGIQUE

L'enregistrement de l'activité électrique des noyaux du thalamus peut se faire de façon très satisfaisante avec les données de l'atlas. Nous avons déjà signalé que les déplacements de structure les plus importants sont dans le sens de la profondeur, notamment au cours d'une expérience de longue durée.

Cependant, dans ce cas, il est facile de corriger les coordonnées : en effet, on repère aisément la traversée des ventricules latéraux et le point de pénétration dans la thalamus en dérivant l'activité électrique recueillie par l'électrode et en l'examinant sur oscilloscope ou en l'écoutant grâce à un haut-parleur.

Les résultats concernant les projections thalamiques de la face et des pattes seront rapportés ultérieurement (Ière Partie - Ch. III).

Nous présentons à la fin de ce chapitre un nombre limité de planches que nous avons choisies parce qu'elles situent les structures que nous étudierons à divers titres par la suite (Fig. 9, 10, 11, 12, 13 et 14). La terminologie utilisée est inspirée de Nomina Anatomica (PARIS, 1955).

III - DISCUSSION

I) VALIDITE DE LA METHODE STEREOTAXIQUE CHEZ LES OVINS

Depuis les premiers travaux d'ANDERSSON (1951 a,b,c) sur la Chèvre, un certain nombre d'expérimentateurs, et lui-même à maintes reprises, ont implanté des électrodes pour stimuler ou détruire certaines aires de l'hypothalamus des petits Ruminants. La mise en place des électrodes est généralement faite sous contrôle radiographique : ANDERSSON (1951 a,b,c) sur la Chèvre et le Mouton ; CLEGG et al. (1958) et RADFORD (1967) sur le Mouton. ANDERSSON et al. (1960) augmentent la précision du repérage radiographique dans l'hypothalamus de la Chèvre par une localisation fonctionnelle en contrôlant l'effet de la stimulation des structures nerveuses traversées par l'électrode, tandis que BAILE et al. (1967) n'utilisent que cette dernière méthode.

L'usage de la radiographie nécessite un appareillage important et la localisation fonctionnelle n'est valable que pour repérer des structures dont la stimulation a un effet immédiat et aisément décelable. Aussi certains auteurs se sont orientés vers des techniques inspirées de la stéréotaxie : COOPER et al. (1953) sur la Chèvre ; TRACZYK et PRZEKOP (1963), HOLMES et FRASER (1965) sur le Mouton. Cependant ils ne possédaient pas de cartes du cerveau de Mouton, et celles de la Chèvre sont parues récemment (TINDAL et al., 1968 a).

A condition de prendre les précautions déjà signalées (notamment la mise en place de la tête sans briser les conduits auditifs et centrage précis de la scissure interhémisphérique), les coordonnées stéréotaxiques que nous employons chez la Brebis sont d'un usage aisé et très satisfaisant. Il existe certes des variations absolues plus importantes que celles constatées sur le Chat ou le Rat. Cependant, il est possible d'améliorer la précision grâce à une localisation fonctionnelle qui consiste à repérer les structures traversées en fonction de leur activité propre. Cet artifice d'ailleurs utilisé en neurochirurgie humaine (ALBE-FESSARD et al., 1963-1966) augmente de façon importante la précision stéréotaxique.

2) CONSIDERATIONS ANATOMIQUES

Pour présenter l'aspect extérieur de l'encéphale nous avons choisi un cerveau dont la disposition des scissures et des sillons est la plus habituelle. Il existe cependant une hétérogénéité assez grande, la modification la plus fréquente étant la dérivation du sillon ansaté vers le sillon suprasylvien. Ces différences entre animaux ne modifient pas la forme des aires sensorielles que nous allons décrire.

Il est difficile de séparer chez le Mouton le gyrus ectosylvien du gyrus sylvien antérieur qui sont vraisemblablement confondus. Nous nous sommes arrêté à l'appellation gyrus sylvien antérieur. En fait, comme nous le verrons ultérieurement, ce gyrus reçoit les afférences somatiques qui le rendent comparable à l'aire SII des Carnivores. Dans ce cas l'appellation gyrus ectosylvien eut peut-être été préférable, mais ceci reste discutable.

En ce qui concerne les structures méso-diencephaliques, nous n'en ferons pas une étude comparée. Il convient toutefois de remarquer la partie magno-cellulaire du noyau rouge qui atteint un développement important chez les Ongulés pour lesquels la limite avec la partie parvo-cellulaire n'est

pas définie (MASSION, 1967). Le noyau réticulé du thalamus est également très étendu et il existe une nette séparation dans le noyau ventral postérieur entre le noyau ventral postéro-médian (VPM) et le noyau ventral postéro-latéral (VPL). Le VPM occupe une part prépondérante dans le complexe ventro-basal. L'organisation générale des structures est très comparable à celle de la Chèvre décrite récemment par TINDAL et al. (1968 a).

ABREVIATIONS - NOMENCLATURE
(d'après Nomina Anatomica, Paris, 1955)

AD	nucleus anterior dorsalis
AHA	area hypothalamica anterior
AHDM	area hypothalamica dorso-medialis
AHL	area hypothalamica lateralis
AHP	area hypothalamica posterior
AHVM	area hypothalamica ventro-medialis
AM	nucleus anterior medialis
AmB	nucleus amygdala basalis
AmC	nucleus amygdala centralis
AmCo	nucleus amygdala corticalis
AmL	nucleus amygdala lateralis
AmM	nucleus amygdala medialis
AmA	area amygdala anterior
APO	area preoptica
A. Prep	area prepyriformis
Aq. Cer	aqueductus cerebri

A. Sept	area septalis
A. Sept. L	area septalis lateralis
A. Sept. M	area septalis medialis
AV	nucleus anterior ventralis
BCI	brachium colliculi inferioris
BCS	brachium colliculi superioris
CA	commissura anterior
CCS	commissura colliculi superioris
CC	corpus callosum
Cd	nucleus caudatus
CF	campi foreli
ChO	chiasma opticum
C. int	capsula interna
CI	colliculus inferior
Cl	claustrum
CM	nucleus centrum medianum
CMm	corpus mamillare mediale
CMmL	corpus mamillare laterale
CP	commisura posterior
CS	colliculus superior
DFS	decussatio foreli supramamillaris
D. Ped. Cb.	decussatio pedunculorum cerebellarium superiorum
Ep	epiphysis
Ent	nucleus entopeduncularis

Fimb. Hip.	fimbria hippocampi
FLM	fasciculus longitudinalis medialis
FMT	fasciculus mamillothalamicus
FR	fasciculus retroflexus
FRM	formatio reticularis mesencephali
fsc	fasciculus sub-callosus
Fx	fornix
GC	substantia grisea centralis
GL	corpus geniculatum laterale
GLV	corpus geniculatum laterale ventralis (= praegeniculatum)
GM	corpus geniculatum mediale
Hb L	nucleus habenulae lateralis
Hbm	nucleus habenulae medialis
Hip. d.	hippocampus dorsalis
Hip. v.	hippocampus ventralis
IMd	nucleus intermediodorsalis
IP	nucleus interpeduncularis
IV	nucleus interventralis
LD	nucleus lateralis dorsalis
LL	lemniscus lateralis
LM	lemniscus medialis
LME	lamina medullaris externa
LP	nucleus lateralis posterior

MD	nucleus medialis (pars dorsalis)
MV	nucleus medialis (pars ventralis)
N III	nervus oculomotorius
nN III	nucleus nervi oculomotorii
NA	nucleus augustus
N acc.	nucleus accumbens
NBCI	nucleus brachii colliculi inferioris
NCL	nucleus centralis lateralis
NCMd	nucleus centralis medialis
NHA	nucleus hypothalamicus anterior
NHDM	nucleus hypothalamicus dorsalis medialis
NHVM	nucleus hypothalamicus ventralis medialis
NI	nucleus interstitialis
NIAM	nucleus interanteromedialis
N. inf.	nucleus infundibuli
NIpt	nucleus interparataenialis
NIS†	nucleus interstitialis striae terminalis
NLL	nucleus lemnisci lateralis
NPC	nucleus paracentralis
NPL	nucleus pontis lateralis
NPI	nucleus paralemniscalis
NPM	nucleus pontis medialis
NPOMd	nucleus preopticus medialis
NP†	nucleus parataenialis
NPV	nucleus paraventricularis hypothalami
NR	nucleus ruber
NSMm	nucleus supramamillaris
NSO	nucleus supraopticus
NTO	nucleus tracti optici

Ped. Cb. m	pedunculus cerebellaris medius
Ped. Cb. s	pedunculus cerebellaris superior
Ped. Cer.	pedunculus cerebri
Pf	nucleus parafascicularis
Pta	nucleus praetectalis anterior (= n. posterior)
Ptm	area praetectalis medialis
Ptp	nucleus praetectalis posterior
Pul	pulvinar
Put	putanem
PVT	nucleus paraventricularis thalami
Re	nucleus reuniens
Ret	nucleus reticularis
Rh	nucleus rhomboideus
ROI	radiatio olfactoria interna
SCh	nucleus suprachiasmaticus
SG	nucleus suprageniculatus
SN	substantia nigra
Sth	nucleus subthalamicus
StM	stria medullaris thalami
StT	stria terminalis
TO	tractus opticus
TOI	tractus olfactorius
TTC	tractus tegmentalis centralis
VA	nucleus ventralis anterior
VL	nucleus ventralis lateralis
VM	nucleus ventralis medialis

VP	nucleus ventralis posterior
VPL	nucleus ventralis posterior (pars lateralis)
VPM	nucleus ventralis posterior (pars medialis)
ZI	zona incerta

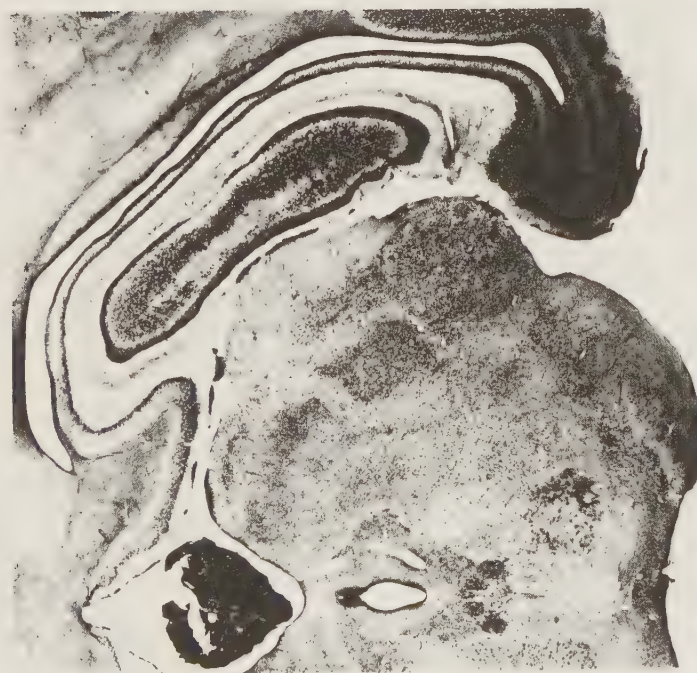
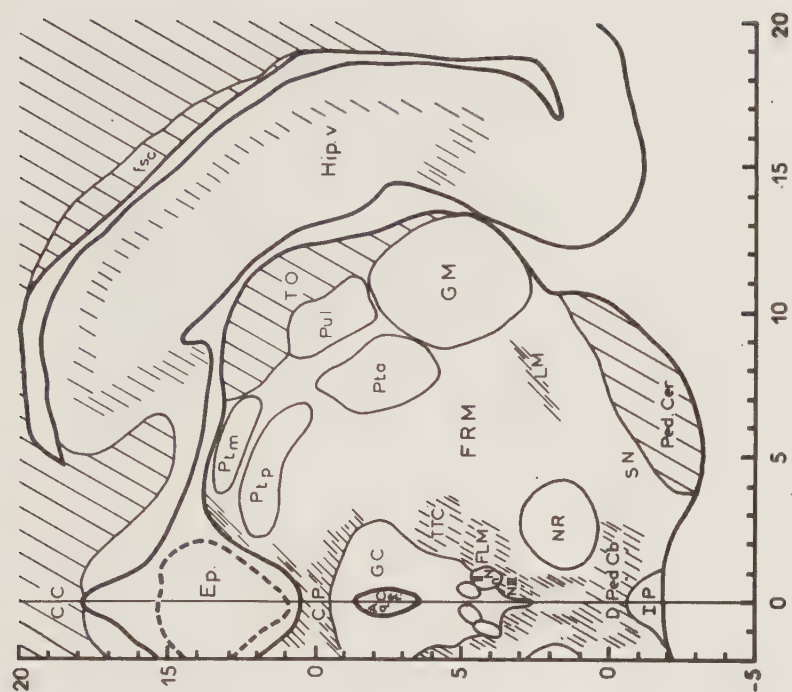


Fig. 9 - Plan stéréotaxique A 15

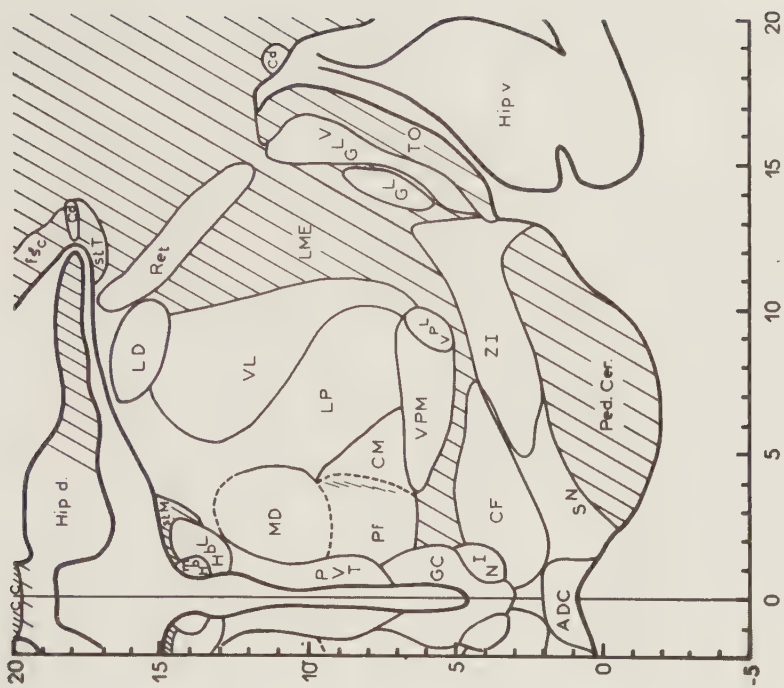


Fig. 10 - Plan stéréotaxique A 21

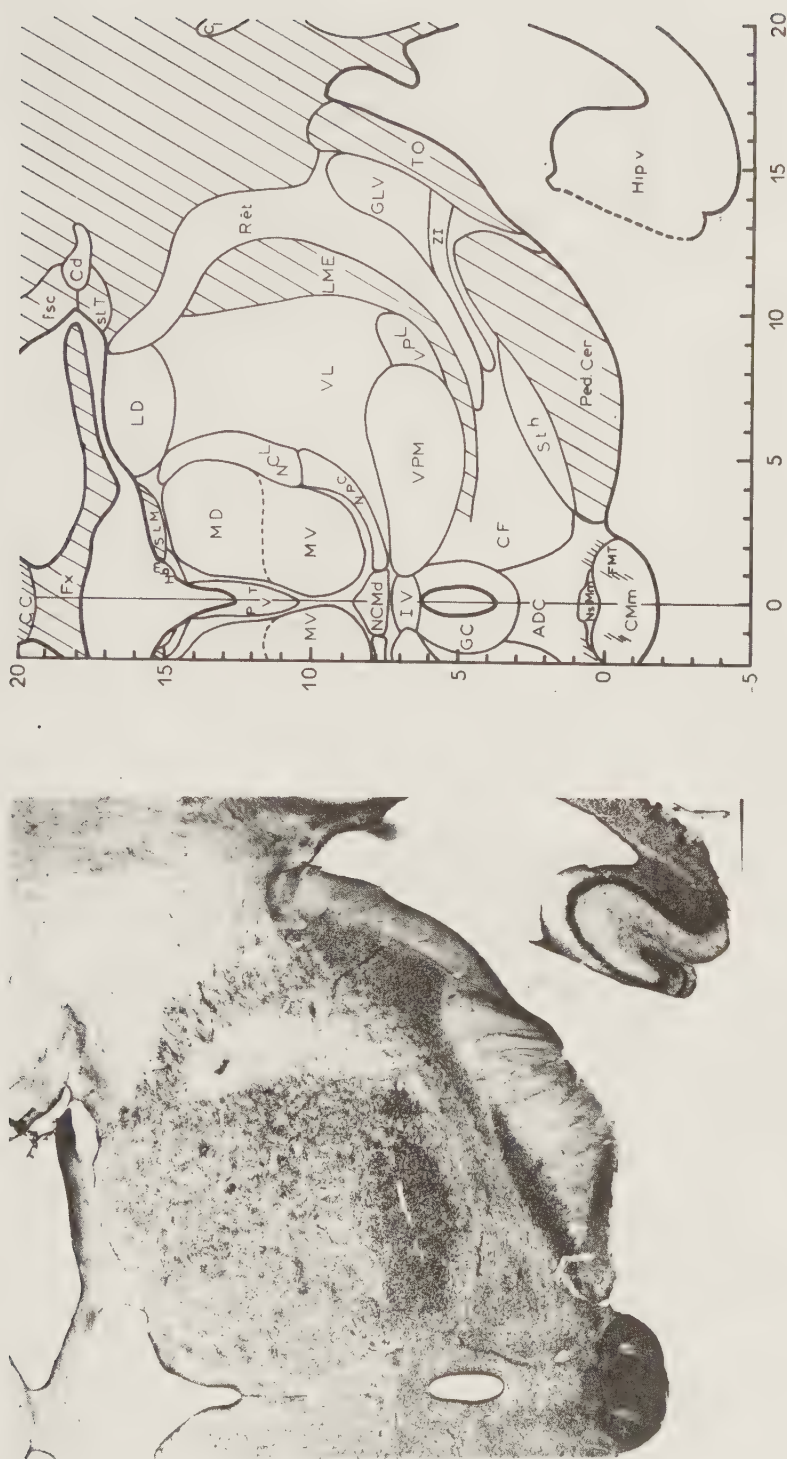


Fig. 11 - Plan stéréotaxique A 23

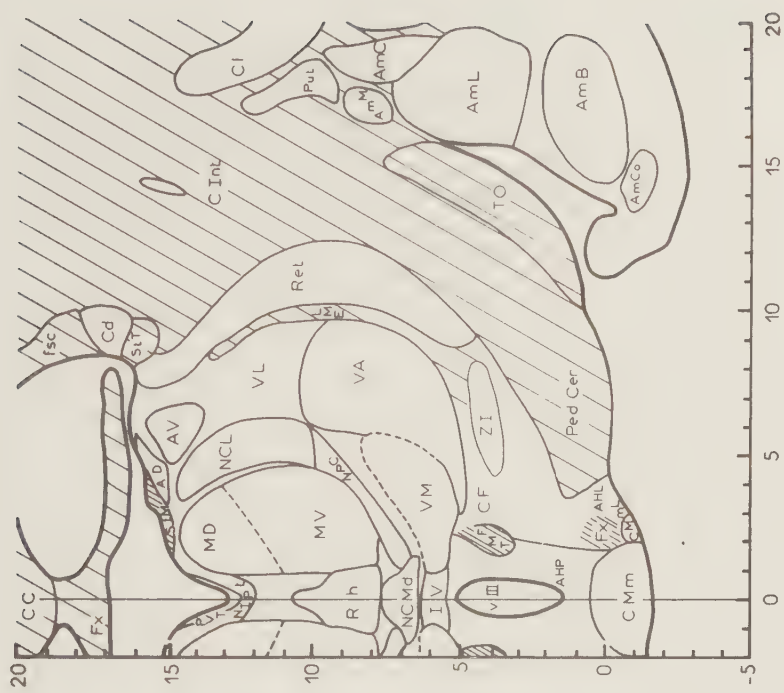
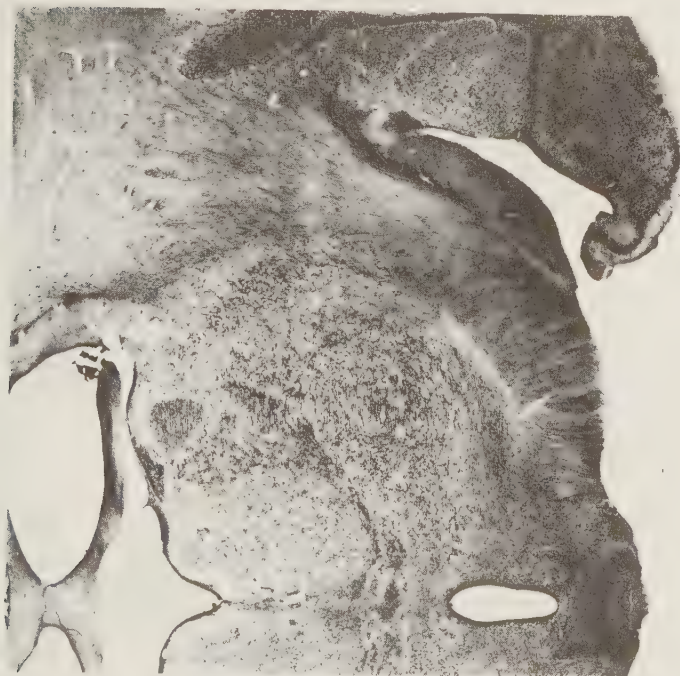


Fig. 12 - Plan stéréotaxique A 25

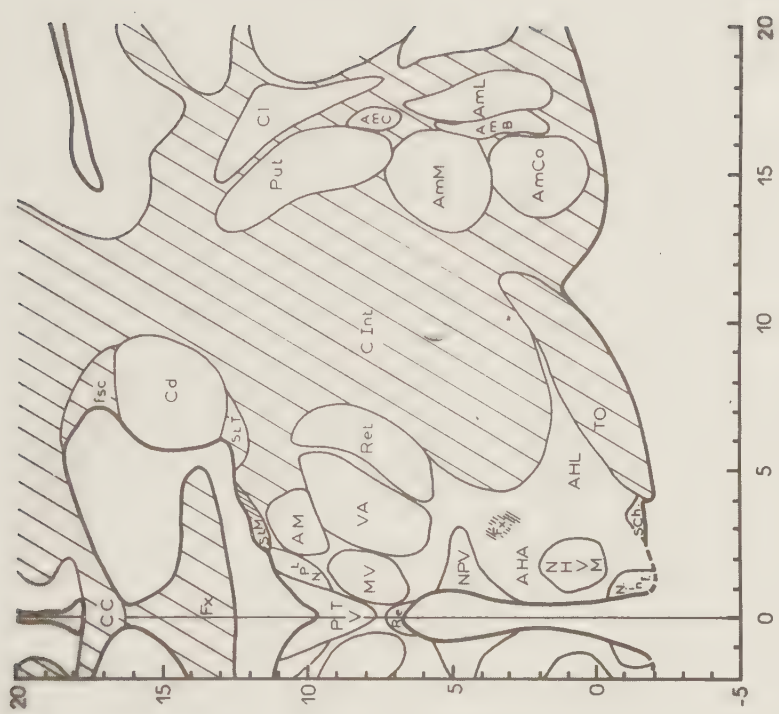


Fig. 12 - Plan stéréotaxique A 29

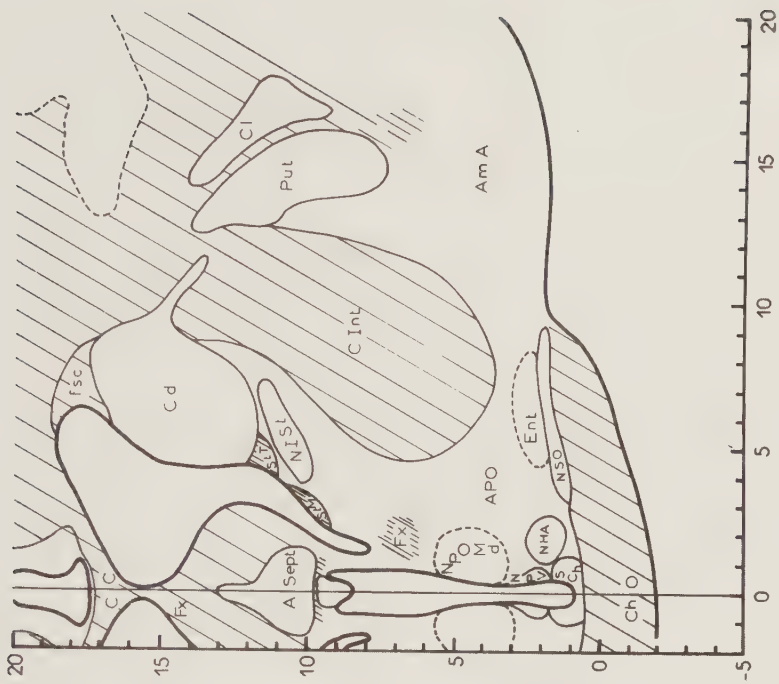


Fig. 14 - Plan stéréotaxique A 31

CHAPITRE II

CARACTERISTIQUES DES PRINCIPALES PROJECTIONS CORTICALES CHEZ LE MOUTON

Les activités corticales évoquées par des stimulations somatiques ont été étudiées chez le Mouton par ADRIAN (1943), WOOLSEY et FAIRMAN (1946) et NOUGIER (1963). Toutefois ces auteurs se sont surtout attachés à la représentation corticale des lèvres, ne faisant que des allusions succinctes aux afférences spinales. Pour ADRIAN (1943) il existe une grande surface de projection corticale pour les lèvres ipsilatérales sur tous les animaux étudiés, alors que deux moutons sur cinq ont une faible représentation sur la partie antérieure du gyrus ectosylvien pour la patte avant contralatérale. WOOLSEY et FAIRMAN (1946) délimitent deux aires somesthésiques corticales avec chacune une représentation bilatérale des lèvres. Toutefois la face homolatérale est la plus largement représentée et comme pour ADRIAN les projections spinales se limitent au gyrus ectosylvien (aire 2 de WOOLSEY et FAIRMAN). Enfin, NOUGIER (1963) décrit une zone unique où la représentation des lèvres est bilatérale. Il signale l'existence possible de deux foyers pour les membres.

Nous avons cherché les aires de projection corticale des glandes mammaires, en essayant de préciser les données hétérogènes existant pour les autres afférences.

I - PROJECTIONS TRIGEMINALES

Des stimulations (choc unique de 5 V, 0,2 ms) appliquées à la commissure des lèvres évoquent des potentiels biphasiques sur une large surface qui peut s'étendre du sillon ansaté à la partie antérieure du gyrus sylvien antérieur, recouvrant ainsi la majeure partie du gyrus sigmoïde (Fig. 15).

Les principales caractéristiques de ces projections sont les suivantes :

- Les latences (Tableau I) plus importantes dans la partie caudale de l'aire de projection (elles passent de 8 ms sur le gyrus sigmoïde à 11 ms sur le gyrus sylvien antérieur après une stimulation de la face homolatérale), permettent de délimiter deux foyers différents contigus qu'il est difficile de dissocier sur le plan topographique.

- La représentation y est bilatérale et ce sont les lèvres homolatérales qui occupent la plus grande partie.

- L'amplitude des réponses aux stimulations contralatérales est légèrement plus faible ($500\mu\text{V}$ contre 700) et la latence plus longue (2 ms environ).

II - PROJECTIONS D'ORIGINE SPINALE

Les afférences corticipètes en provenance des glandes mammaires, des membres et du tronc, sont localisées sur deux zones bien distinctes.

1) AIRE I

Les potentiels évoqués par la stimulation des glandes mammaires sont situés sur la région du cortex juste en avant du sillon crucié (gyrus frontal). Cette aire est assez fluctuante et son importance varie considérablement d'un animal à l'autre. Le foyer que nous avons localisé dans l'aire pré-cruciée reçoit également les afférences des pattes. Il peut s'étendre en arrière sur la zone post-cruciée et latéralement sur le gyrus sigmoïde antérieur, les projections se superposant alors à celles de la face.

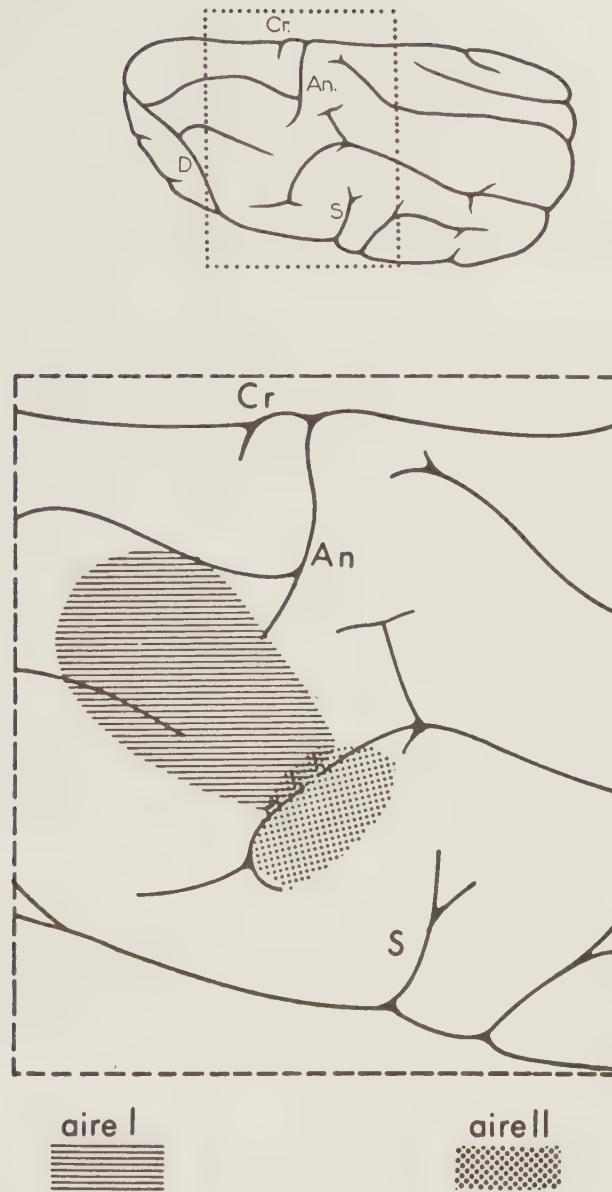


Fig. 15 - Aires de projections des lèvres sur le cortex cérébral chez le Mouton.

- Cr. = sillon crucié
- An. = sillon ansaté
- S. = scissure de Sylvius
- D. = sillon diagonal

Les principales caractéristiques sont les suivantes :

- Les afférences sont bilatérales (Fig. 16).

- Les amplitudes des réponses sont plus faibles pour l'hémicorps ipsilatéral ($300\mu\text{V}$ contre $400\mu\text{V}$ après stimulation des pattes avant ipsi et contralatérales) et les latences plus longues (la différence qui est de 2 ms pour les glandes mammaires et les pattes postérieures, passe à 8 ms pour les pattes avant).

- La stimulation répétitive (6 par seconde) entraîne la disparition des réponses uniquement si les chocs sont appliqués au membre homolatéral (Fig. 16).

Ces constatations semblent indiquer que seules les afférences contralatérales sont de nature primaire.

En outre, nous n'avons pas pu mettre en évidence une somatotopie et les latences des réponses à la stimulation des glandes mammaires dépassent de 5 ms celles des pattes postérieures.

2) AIRE II

Cette zone est beaucoup mieux localisée que la précédente. Elle occupe une surface assez réduite en avant de la scissure de Sylvius, caudalement à l'aire de projection de la face (Fig. 15).

La représentation y est toujours bilatérale mais les différences relevées précédemment entre les caractéristiques des réponses à la stimulation des deux hémicorps sont plus faibles (2 ms pour les latences ; $50\mu\text{V}$ pour les amplitudes des potentiels évoqués par la stimulation des membres antérieurs). En outre, toutes les réponses se maintiennent pour des fréquences de stimulation de 6 par seconde (Fig. 17) quel que soit le côté stimulé.

La somatotopie est beaucoup plus nette que pour l'aire I précédemment décrite. Les glandes mammaires se projettent juste en bordure de la scissure, les membres postérieurs légèrement en avant et les membres antérieurs dans la partie antérieure du gyrus, chevauchant partiellement l'aire de la face (Fig. 18).

La représentation mammaire est très localisée et les latences des réponses sont comme précédemment plus élevées que pour les pattes postérieures (la différence est de 7 ms).

Nous avons schématisé sur la figure 19 l'ensemble des projections des glandes mammaires.

III - DISCUSSION

I) ORGANISATION DU CORTEX SOMESTHESIQUE

WOOLSEY et FAIRMAN (1946) avaient décrit deux aires pour la face, une seule pour les pattes. Nous avons trouvé deux zones corticales pour les afférences somatiques de l'ensemble du corps, celles de la face se rejoignant et n'étant dissociables que par une légère différence de latence. Existe-t-il une analogie avec les aires SI et SII des Carnivores et des Primates décrites par ADRIAN (1940, 1941), MARSHALL et al. (1941) ?

L'aire II que nous avons décrite est très vraisemblablement SII tant par sa situation que par ses propriétés.

Par contre l'analogie entre l'aire I du Mouton et SI des Carnivores est beaucoup plus discutable. En effet l'aire I est pré-cruciée, SI est post-cruciée (gyrus sigmoïde postérieur). En outre le cortex pré-crucié du Mouton (comme celui des Carnivores et des Primates) est très riche en cellules pyramidales (ROSE, 1942 a) et ressemble plus à un cortex moteur qu'à un cortex

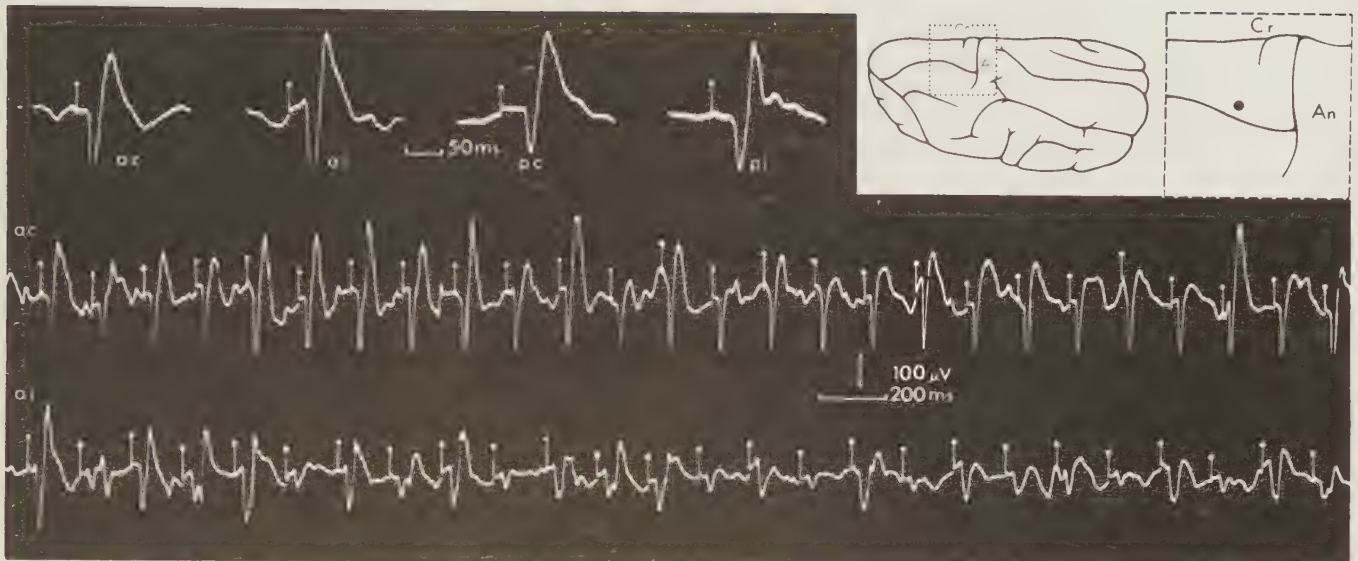


Fig. 16 - Projections corticales d'origine spinale sur le gyrus frontal.

La représentation des pattes est bilatérale mais seuls les potentiels évoqués par la stimulation de la patte contralatérale se maintiennent lorsque la fréquence des chocs atteint 6/sec.

- a.c. = patte antérieure contralatérale
- a.i. = patte antérieure ipsilatérale
- p.c. = patte postérieure contralatérale
- p.i. = patte postérieure ipsilatérale

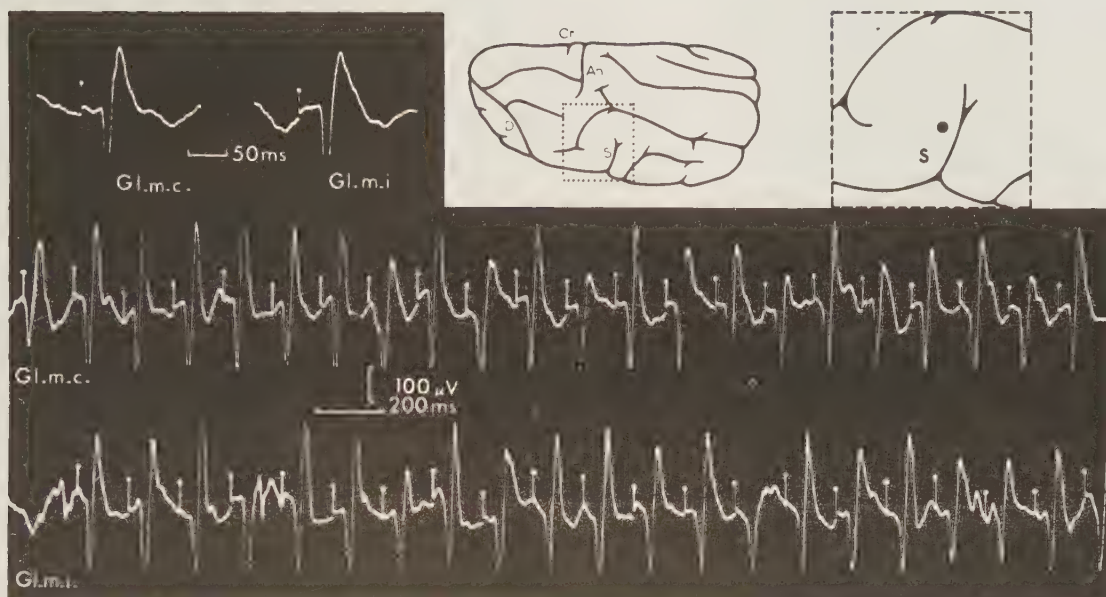


Fig. 17 - Projections corticales des glandes mammaires sur le gyrus ectosylvien.

La représentation est bilatérale et la stimulation répétitive à 6/sec. n'affecte pas les réponses.

Gl.m.c. = glande mammaire contralatérale

Gl.m.i. = glande mammaire ipsilatérale

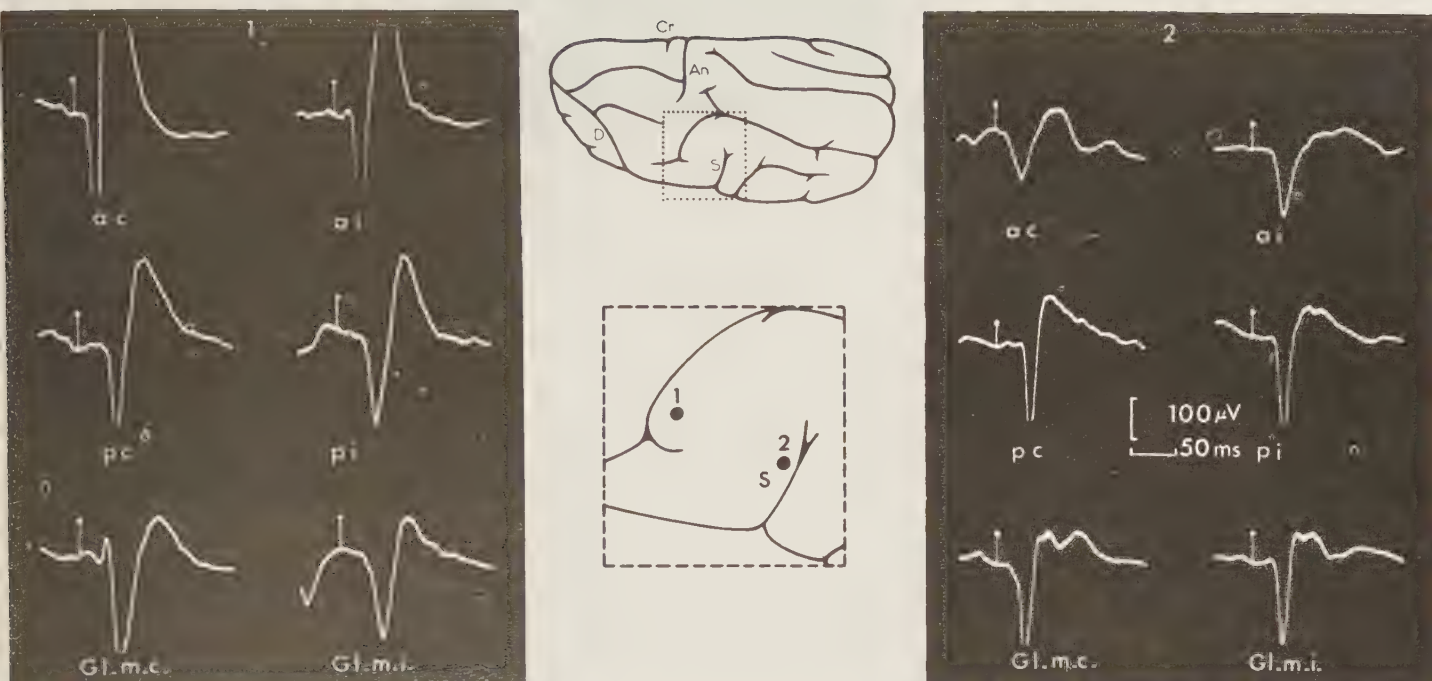


Fig. 18 - Mise en évidence d'une organisation somatotopique sur le gyrus ectosylvien.

Dans la partie antérieure du gyrus les réponses évoquées par la stimulation des pattes avant sont plus importantes que celles qui sont obtenues avec les pattes arrières. L'effet contraire est observé à proximité de la scissure de Sylvius. Les latences sont également plus brèves au niveau des foyers.

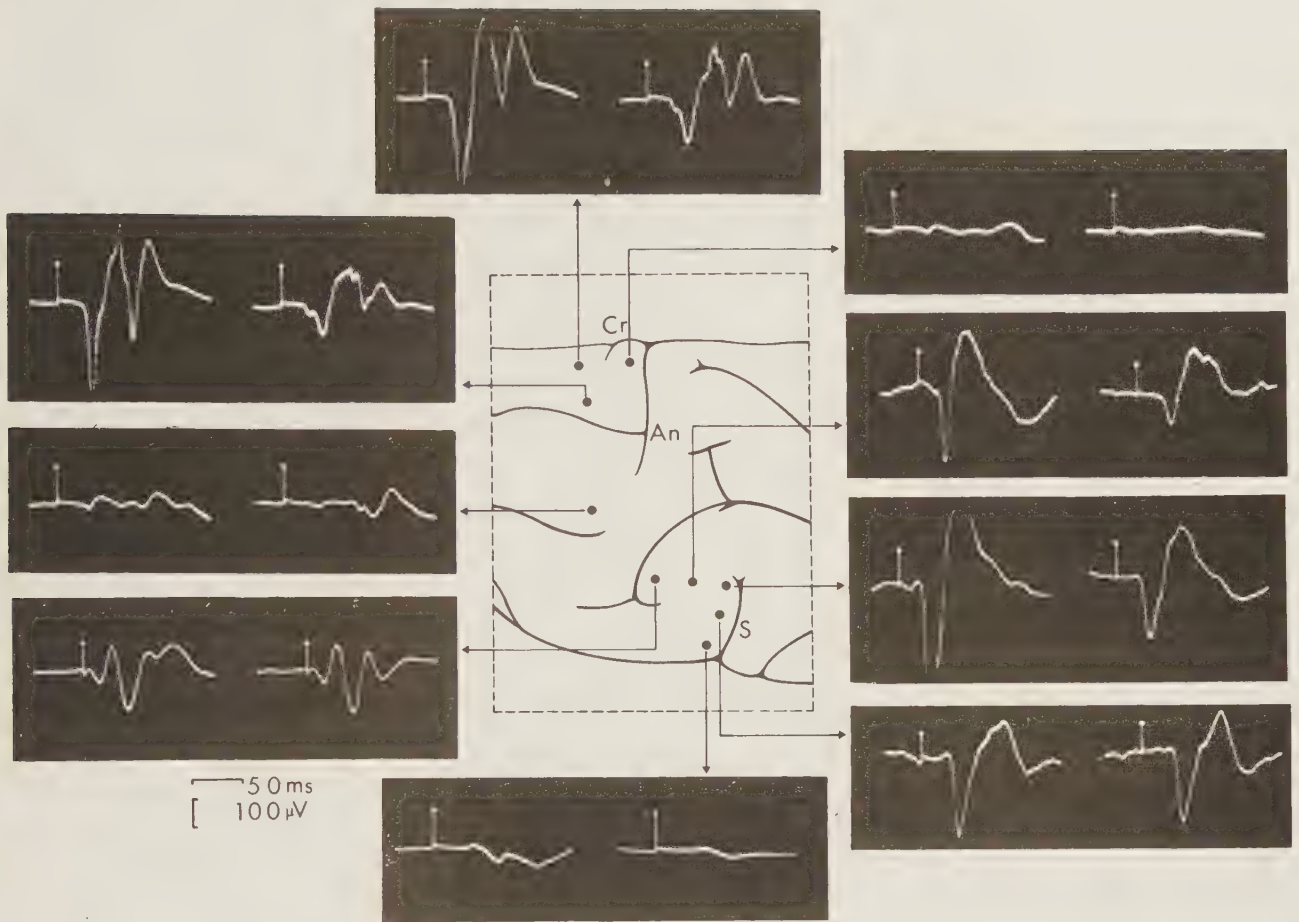


Fig. 19 - Représentation corticale des glandes mammaires.

On distingue nettement les deux aires somesthésiques. La zone qui les sépare est occupée par la projection des lèvres (voir Fig. 15).

A chaque point du cortex correspond une double réponse : celle de gauche pour la stimulation de la glande mammaire gauche, celle de droite pour la glande mammaire droite.

TABEAU I

LATENCES DES ACTIVITES EVOQUEES DANS LES AIRES CORTICALES

CHEZ LE MOUTON - (en msec.)

(Les valeurs extrêmes sont entre parenthèses)

	f.c.	f.i.	a.c.	a.i.	p.c.	p.i.	Gl.m.c. (1)	Gl.m.i. (1)
AIRE I	10	8	13	21	21	24	26	29
	(8-11)	(6-9)	(11,5-15,5)	(19-23)	(18-23)	(21-27)	(22-30)	(24-33)
AIRE II	13	11	15	17	21	22	28	30
	(12-15)	(10-13)	(14-17)	(16-19)	(20-23)	(21-24)	(25-33)	(28-33)

(1) Les latences sont les mêmes que pour p.c. et p.i. si la stimulation est effectuée directement sur le nerf inguinal (voir Discussion - lère partie - ch. II)

somesthésique. De plus, il n'existe pas de somatotopie bien apparente pour les membres. Aussi il est tentant de l'assimiler au cortex prémoteur des Carnivores (aire SI.A selon la terminologie d'ALBE-FESSARD, 1957). Une étude plus détaillée serait nécessaire pour préciser ces différents points.

2) PARTICULARITE DES PROJECTIONS MAMMAIRES

Les pattes postérieures et les glandes mammaires appartenant à des dermatomes voisins se projettent sur des aires sensiblement identiques. Nous avons vérifié ultérieurement que les latences des réponses sont identiques si on stimule la patte postérieure par deux aiguilles sous-cutanées ou les nerfs inguinaux et saphènes. Par contre, la latence est plus longue après une stimulation cutanée des glandes mammaires (5 ms sur l'aire I, 7 ms sur l'aire II). Ainsi, pour cet organe, la nature de la stimulation est importante. Il s'agit vraisemblablement d'un phénomène périphérique mammaire dû à l'hypothermie de la glande qui apparaît rapidement sur des brebis anesthésiées.

Enfin, si les projections de la glande mammaire sont bien délimitées sur l'aire II, il n'en est pas de même sur l'aire I qui peut parfois déborder la zone pré-cruciée.

CHAPITRE III

CARACTERISTIQUES DES PRINCIPALES PROJECTIONS SOUS-CORTICALES CHEZ LE MOUTON

Comme nous l'avons précédemment écrit (Chapitre I) l'objectif de ce travail était de préciser par l'électrophysiologie les limites topographiques de certains noyaux thalamiques et de quelques structures subthalamiques et mésencéphaliques chez le Mouton. Ces précisions obtenues il nous a paru intéressant de rapporter les observations faites sur les afférences des principales structures étudiées et leurs caractéristiques électrophysiologiques. Nous nous sommes limité à la stimulation des quatre membres et de la face.

I - RELAIS PRIMAIRES SOMATIQUES (NOYAU VENTRAL POSTERIEUR - VP)

Sur le plan anatomique, il est aisé de dissocier le noyau ventral postéro-latéral (VPL) du noyau ventral postéro-médian (VPM) chez le Mouton. Ce dernier est en outre beaucoup plus volumineux (voir Fig. 20). Trente trajectoires d'électrodes ont rencontré le VPM et la presque totalité des réponses y sont observées après la stimulation de la face ipsilatérale. La face contralatérale n'est que très faiblement représentée et ceci dans la partie la plus externe du noyau (Fig. 20), à la limite du VPM et du VPL. L'amplitude très faible des potentiels évoqués enregistrés par macroélectrodes à ce niveau peut s'expliquer, sans doute, par la faible densité cellulaire qui existe dans la région qui limite le VPL et le VPM.

Le VPL reçoit au contraire des afférences spinales strictement contralatérales (Fig. 21).

Dans les deux noyaux (VPM et VPL), l'organisation des projections est somatotopique. La région antérieure de la face (les lèvres et la commissure) se projette préférentiellement dans la partie médiane du VPM, les joues et la branche montante du maxillaire inférieur dans la partie latérale. Dans le sens ventro-dorsal, la représentation est inversée, c'est-à-dire que le bas de la face se trouve dans la zone dorsale du VPM ; le haut dans la zone ventrale. C'est la projection de la lèvre inférieure ipsilatérale qui occupe la presque totalité du VPM : dans le quadrant médio-dorsal, l'activité cellulaire n'est provoquée que pour des stimulations de la lèvre inférieure. Ces dernières sont également efficaces dans le reste du VPM, mais des excitations de la lèvre supérieure et des narines le sont aussi dans le quadrant médio-ventral, tandis que la représentation des joues se superpose à celle de la lèvre inférieure dans la zone externe. Le toucher du chanfrein n'est suivi d'aucune activité évoquée. A la limite externe du VPM les projections bilatérales qui existent sont limitées aux deux lèvres et à la commissure.

La stimulation des pattes et du tronc contralatéraux activent les cellules de l'ensemble du VPL, mais les pattes antérieures se projettent préférentiellement avec une latence courte dans la partie médiane. En outre, et de façon inattendue, la latence des réponses à la stimulation des pattes postérieures est plus courte que celle qui correspond à la stimulation des pattes antérieures dans la zone latérale du VPL. La fatigabilité des réponses (Fig. 21) est tout à fait comparable à celle obtenue sur d'autres espèces avec le même anesthésique. Elle est la même dans le VPM et le VPL.

II - NOYAUX RECEVANT DES AFFERENCES PROVENANT DE TERRITOIRES PERIPHERIQUES TRES ETENDUS

I) COMPLEXE CENTRE MEDIAN-PARAFASCICULE (NOYAU CENTRE MEDIAN ET NOYAU PARAFASCICULE - CM-Pf)

Sur onze pénétrations nous avons observé des réponses dans sept

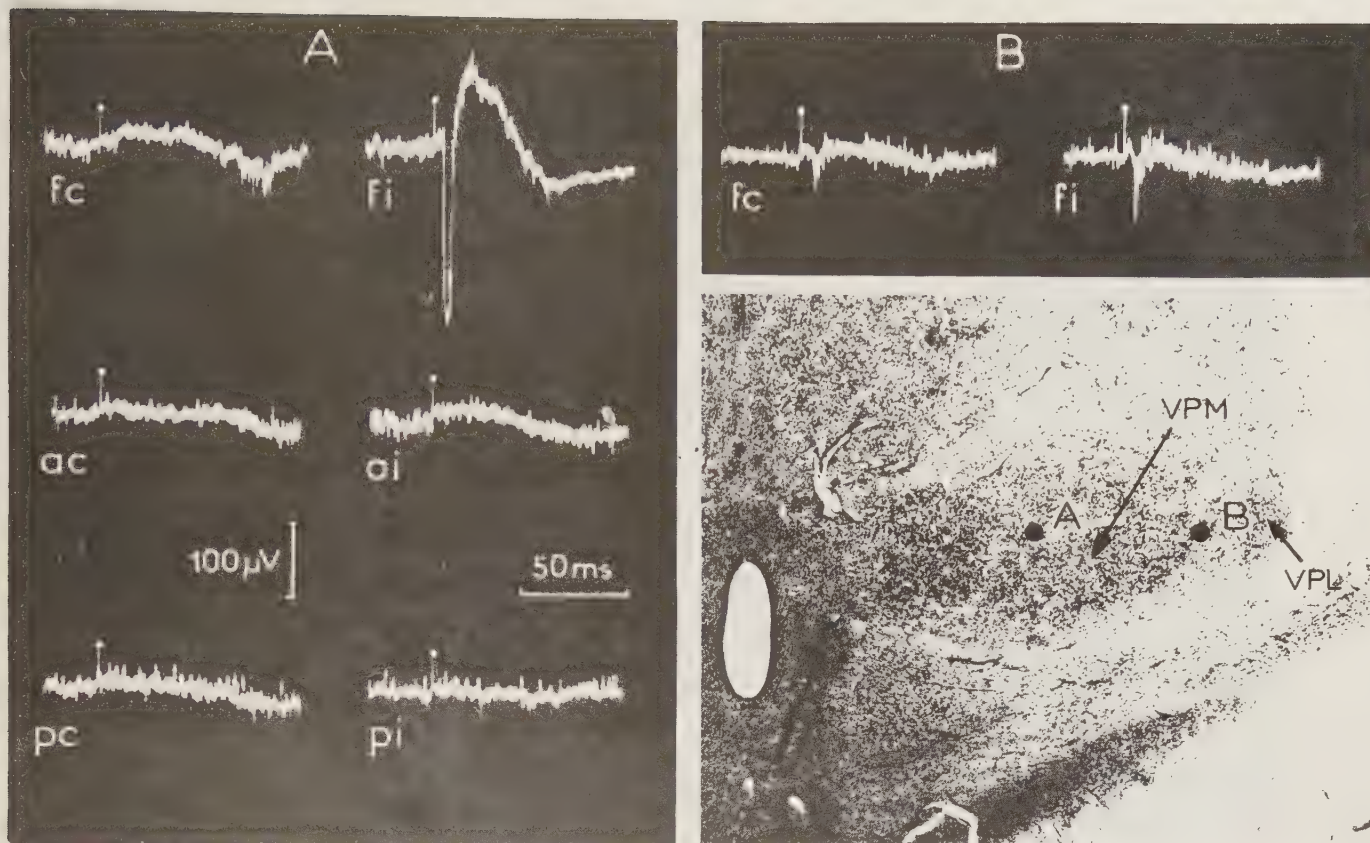


Fig. 20 - Relais somatique de la face au niveau thalamique (VPM).

En A on remarque la stricte ipsilarité de la représentation trigéminal lors que la pointe de l'électrode est au milieu du VPM (A).

En B à la limite du VPM et du VPL aucune réponse à la stimulation des pattes n'a été observée (enregistrement non représenté), tandis qu'une petite réponse bilatérale apparaît quand la face est stimulée.

f.c. = face contralatérale

f.i. = face ipsilatérale

(Pour les autres symboles voir Fig. 16)

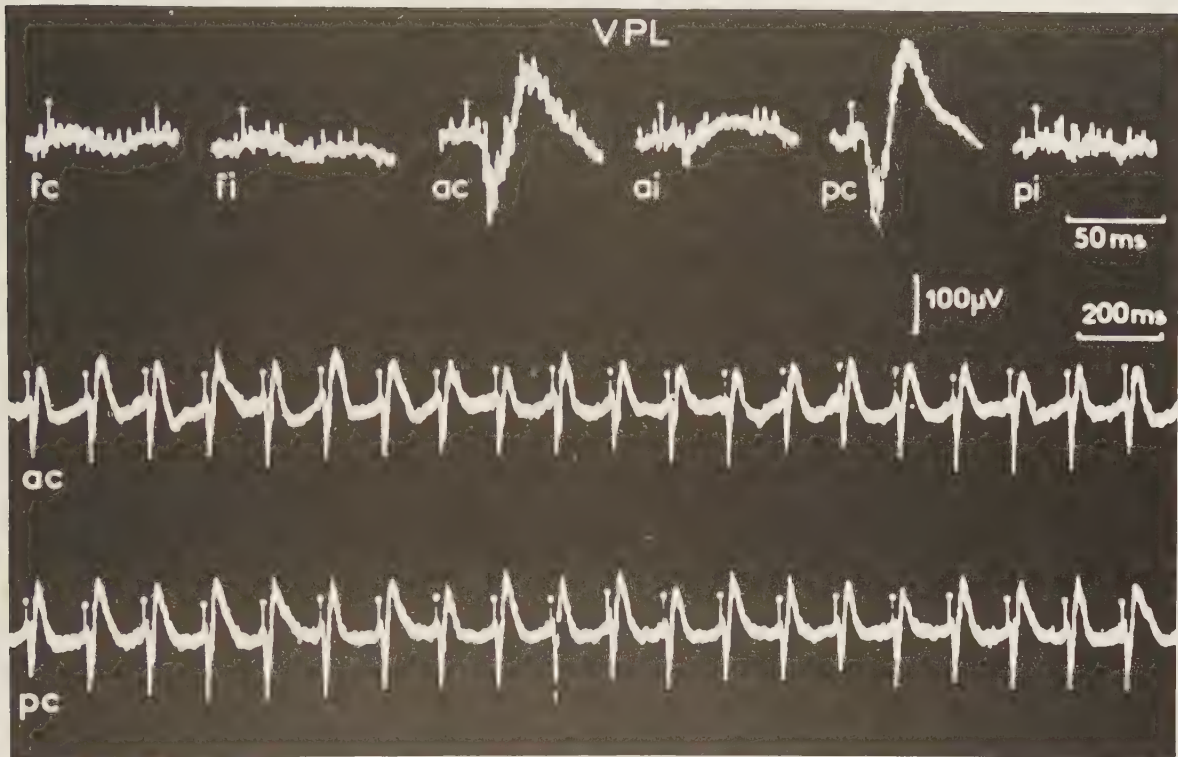


Fig. 21 - Relais somatique primaire des afférences spinales.

Ligne supérieure : Des réponses aux stimulations contralatérales des deux pattes peuvent être enregistrées dans la même région du VPL. On remarque les latences plus courtes à la stimulation postérieure : ceci s'observe dans la zone latérale du noyau.

Lignes inférieures : La stimulation répétitive des pattes antérieures ou postérieures contralatérales à 8/sec. ne cause aucun changement dans les réponses.

cas. Les potentiels évoqués à ce niveau sont irréguliers, inconstants et varient fortement d'amplitude avec l'emplacement de l'électrode. Dans la partie médio-caudale, on trouve régulièrement une convergence d'afférences provenant de toutes les régions du corps. L'amplitude des réponses est faible (Fig. 22) mais les latences (voir Tableau II) sont relativement courtes, comparées à celles que nous avons observées dans les autres noyaux associatifs.

Dans la partie antérieure du CM, les activités sont évoquées par la stimulation de larges régions périphériques, mais en général seule une partie du corps est représentée. Celle-ci est différente selon la localisation de l'électrode. Cependant, le nombre des explorations dans cette zone est trop faible pour que l'on puisse tirer des données précises sur l'organisation qui existe à ce niveau.

2) NOYAU VENTRAL LATERAL (VL)

Nous avons recueilli les réponses évoquées dans le noyau ventral au cours de onze descentes d'électrodes. Les différentes parties du corps sont également représentées dans toute la région antérieure du noyau (Fig. 24), alors que dans la partie caudo-ventrale au voisinage du VP apparaît une organisation somatotopique des réponses. Les projections de la face sont plus importantes dans la partie interne du VL qui se trouve au-dessus du VPM. Au contraire au-dessus du VPL ce sont les afférences spinales qui sont les mieux représentées. On peut voir sur la figure 23 A que les stimulations de l'ensemble du corps activent la partie caudo-dorsale du VL mais de façon plus inégale que dans la région antérieure (Fig. 24, ligne supérieure). Par contre, (Fig. 23 B), immédiatement au-dessus du VPM, les projections des pattes disparaissent pour laisser uniquement place à la représentation de la face. ALBÉ-FESSARD et BOWSHER (1965) ont déjà observé "ces réponses préférentielles" chez le Singe, ainsi que MASSION et al. (1965) chez le Chat.

3) NOYAU VENTRAL ANTERIEUR (VA)

Au cours de chacune des six explorations effectuées dans ce noyau, nous avons obtenu des réponses pour des stimulations de toutes les zones périphériques. Elles se différencient de celles enregistrées dans les autres structures de type associatif par leurs latences nettement plus longues. On peut comparer sur la figure 24 les latences des activités évoquées dans le VL et le VA.

4) NOYAU RETICULE DU THALAMUS (Ret)

Ce noyau est chez la plupart des espèces (Chat, Singe, Homme, Rat) de dimension réduite. Au contraire, le noyau réticulé du thalamus du Mouton est extrêmement bien développé et bien individualisé anatomiquement. Les activités de cette structure sont donc beaucoup plus aisées à identifier chez cet animal.

Des réponses convergentes ont été observées au cours des cinq descentes qui ont traversé ce noyau (Fig. 24). Celles-ci présentent la particularité d'avoir des latences sensiblement égales quel que soit l'éloignement de la région stimulée.

5) NOYAU PARACENTRAL (NPC) ET NOYAU CENTRAL LATERAL (NCL)

Six électrodes ont pénétré les noyaux paracentral et central latéral, et nous ont fourni des activités évoquées très voisines par leurs caractéristiques de celles obtenues dans le noyau centre médian. Seules les latences lors de la stimulation de la face sont plus élevées.

6) NOYAUX THALAMIQUES DIVERS

Les autres noyaux thalamiques rencontrés (latéral postérieur, médial, antérieur dorsal, antérieur ventral, antérieur médial) n'ont manifesté aucune activité évoquée lors des stimulations somatiques (dix explorations en

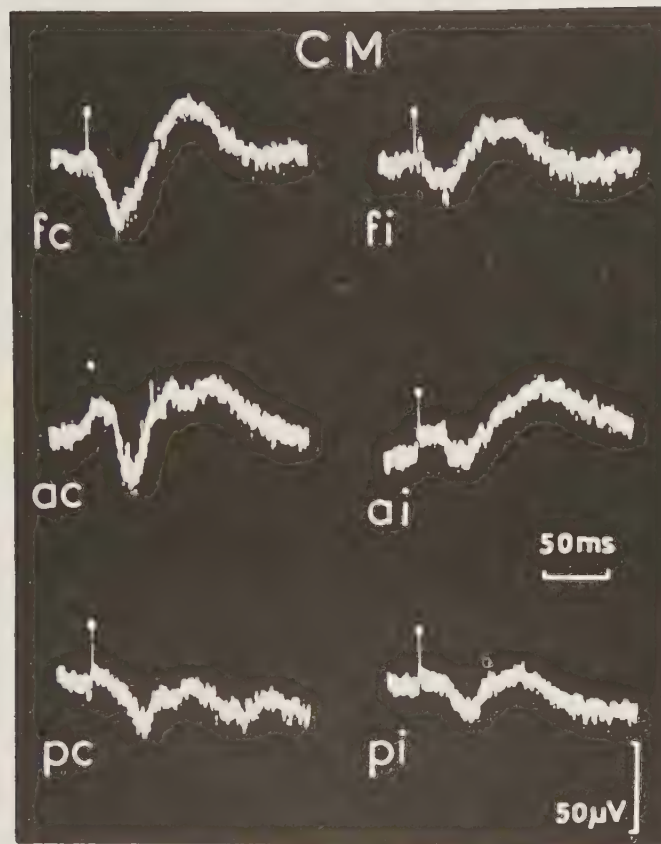


Fig. 22 - Réponses enregistrées dans le thalamus médian (CM-Pf).
On remarque la faible amplitude des réponses convergentes.

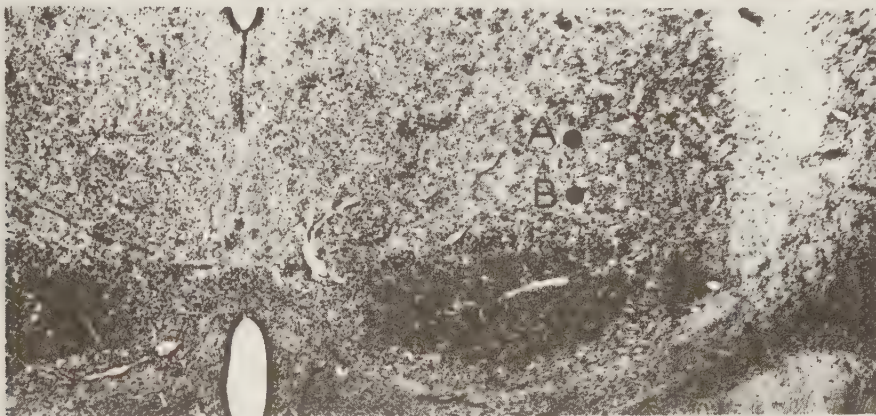
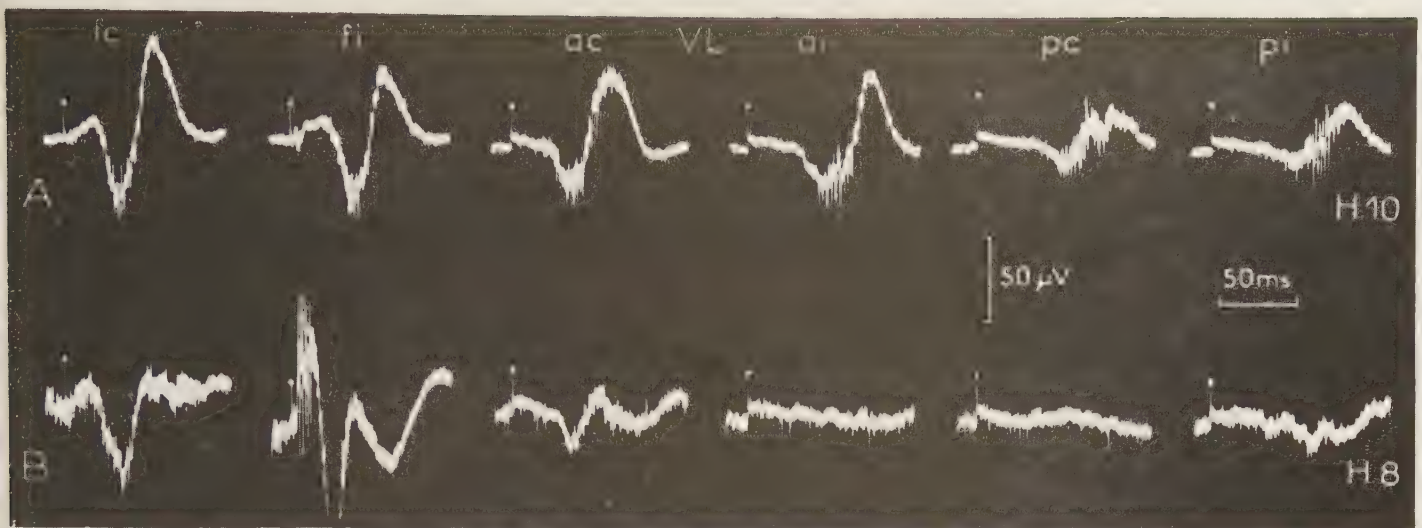


Fig. 23 - Réponses enregistrées dans la partie postérieure du noyau ventral-latéral (VL) juste au-dessus du VP.

Les deux lignes d'enregistrement sont obtenues au cours du même trajet de l'électrode à deux niveaux différents :

en A, existent des réponses convergentes,

en B, avant de pénétrer dans le VPM, apparaissent des réponses préférentielles.

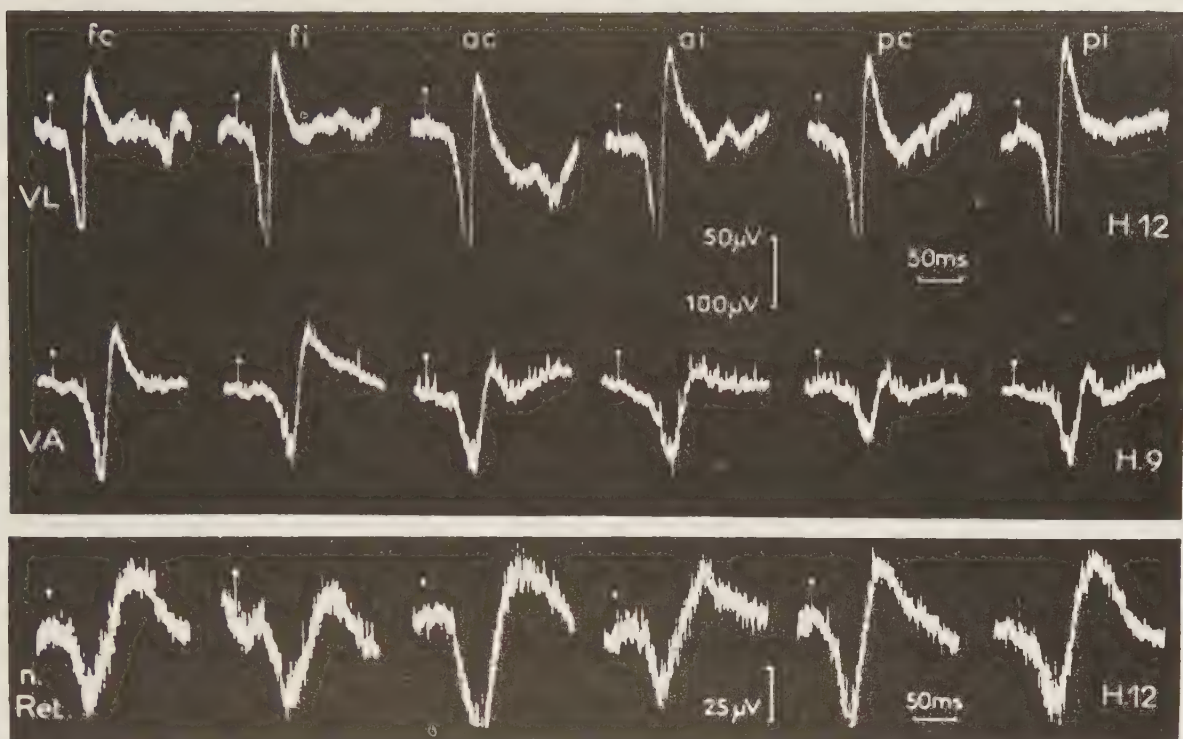


Fig. 24 - Comparaison des réponses convergentes enregistrées dans les noyaux ventral latéral (VL), ventral antérieur (VA) et réticulé du thalamus (n.Rét.).

Lignes supérieures : Les réponses des parties antérieures du VL et du VA sont enregistrées successivement sur le même trajet d'électrodes. Une convergence totale est obtenue aux deux niveaux, mais la latence est beaucoup plus longue dans le VA.

Ligne inférieure : Réponses du n.Rét. obtenues au cours d'une autre exploration. Les latences sont sensiblement les mêmes quel que soit l'éloignement de la zone stimulée.

moyenne pour chaque structure). Il en est de même pour les trois trajectoires d'électrodes qui ont pénétré la tête du noyau caudé.

7) REGION SUBTHALAMIQUE : ZONE INCERTAINE (ZI)

Au cours des huit explorations effectuées dans la zone incertaine nous avons constaté que l'amplitude des potentiels évoqués par des stimulations de la face y est généralement plus importante que pour le reste du corps (le double environ), (Fig. 25). Les latences sont légèrement plus longues que dans le CM et varient considérablement avec l'emplacement de l'électrode : elles sont plus courtes dans la partie caudale que dans la région orale (13 ms contre 24 ms pour la patte antérieure contralatérale).

8) FORMATION RETICULEE DU MESENCEPHALE (FRM)

Lors des cinq descentes qui ont traversé la formation réticulée du mésencéphale, nous avons obtenu des réponses convergentes (Fig. 25). Les latences sont à peine plus longues que dans le CM (voir Tableau II) mais le décours des potentiels évoqués est souvent plus lent que dans les autres structures à réponses convergentes précédemment citées.

9) NOYAU ROUGE (NR)

Nous avons enregistré les activités électriques de la partie magno-cellulaire du noyau rouge au cours de quatre descentes. La stimulation des différentes régions du corps fait apparaître une réponse complexe qui dure de une à deux secondes. La figure 26 montre les effets de la stimulation des nerfs saphènes, les résultats étant identiques après la stimulation directe des pattes.

Dans un premier temps on observe un potentiel biphasique positif-négatif. Des pointes traduisant l'activité des cellules les plus proches de l'électrode focale apparaissent au sommet de l'onde positive. Les latences

de ces réponses sont très voisines de celles enregistrées dans le complexe ventro-basal (VP). L'amplitude de l'onde positive est d'environ $200 \mu V$. Ce type de réponse déjà rencontré dans les autres structures est suivi dans le cas du noyau rouge d'une alternance de quatre périodes d'intense activité cellulaire précédées de quatre phases de silence (Fig. 26, ligne inférieure). Ces séquences se reproduisent de façon très stéréotypée. La durée de chaque phase varie sensiblement d'une réponse à l'autre en valeur absolue, alors que l'importance relative de chacune d'elles reste très constante.

La première période de silence commence au sommet de l'onde négative du potentiel évoqué et dure de 230 à 250 ms (S1). Les phases suivantes d'excitation (E) et de silence (S) durent respectivement en moyenne : E1 = 160 ms ; S2 = 210 ms ; E2 = 120 ms ; S3 = 140 ms ; E3 = 120 ms ; S4 = 100 ms ; E4 = 340 ms. On retrouve ensuite l'activité de base qui varie selon le cas. La dernière phase d'excitation est nettement plus longue que les précédentes mais la fréquence des réponses unitaires est plus faible.

III - DISCUSSION

Nous avons comparé ces résultats avec les descriptions réalisées pour d'autres espèces telles qu'elles apparaissent dans les principaux travaux consacrés à des explorations similaires chez le Rat (LIBOUBAN, 1964 ; EMMERS, 1965 et NEIL, 1965), le Chat (MOUNTCASTLE et HENNEMAN, 1949 ; ROSE et MOUNTCASTLE, 1952 ; KRUGER et ALBE-FESSARD, 1960), le Singe (MOUNTCASTLE et HENNEMAN, 1952 ; ALBE-FESSARD et BOWSER, 1965), l'Homme (ALBE-FESSARD et al., 1963 et 1966).

1) Le fait le plus frappant qui ressort de notre travail est l'existence d'une projection très importante et presque exclusivement ipsilatérale de la face au niveau du noyau somatique spécifique du thalamus (VPM). Cette observation est en accord avec l'organisation des projections au niveau du cortex.

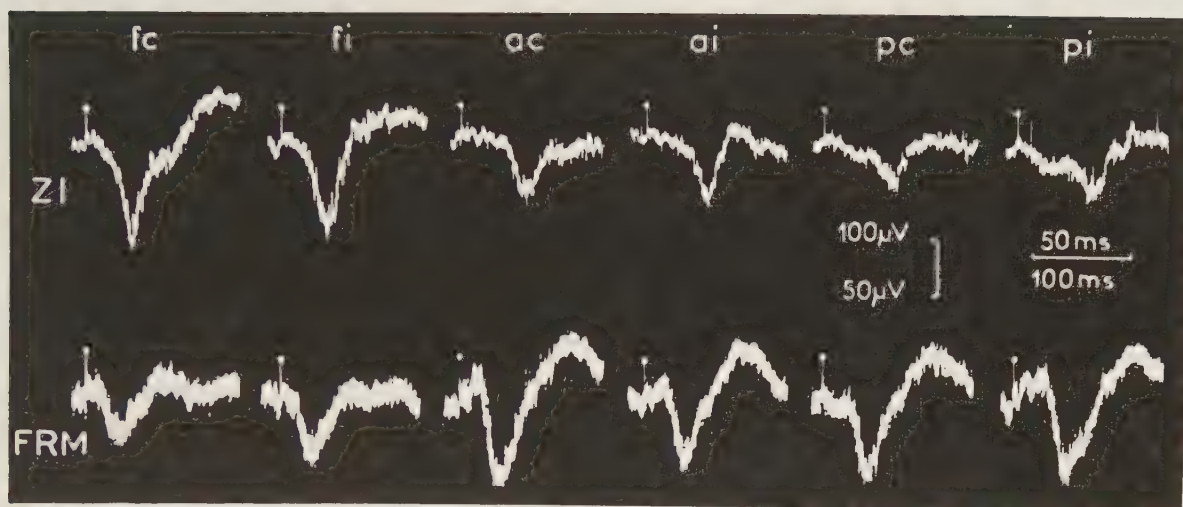


Fig. 25 - Réponses convergentes dans la zone incertaine (ZI) et la formation réticulée mésencéphalique (FRM).

Dans la ZI, c'est la face qui est la mieux représentée.

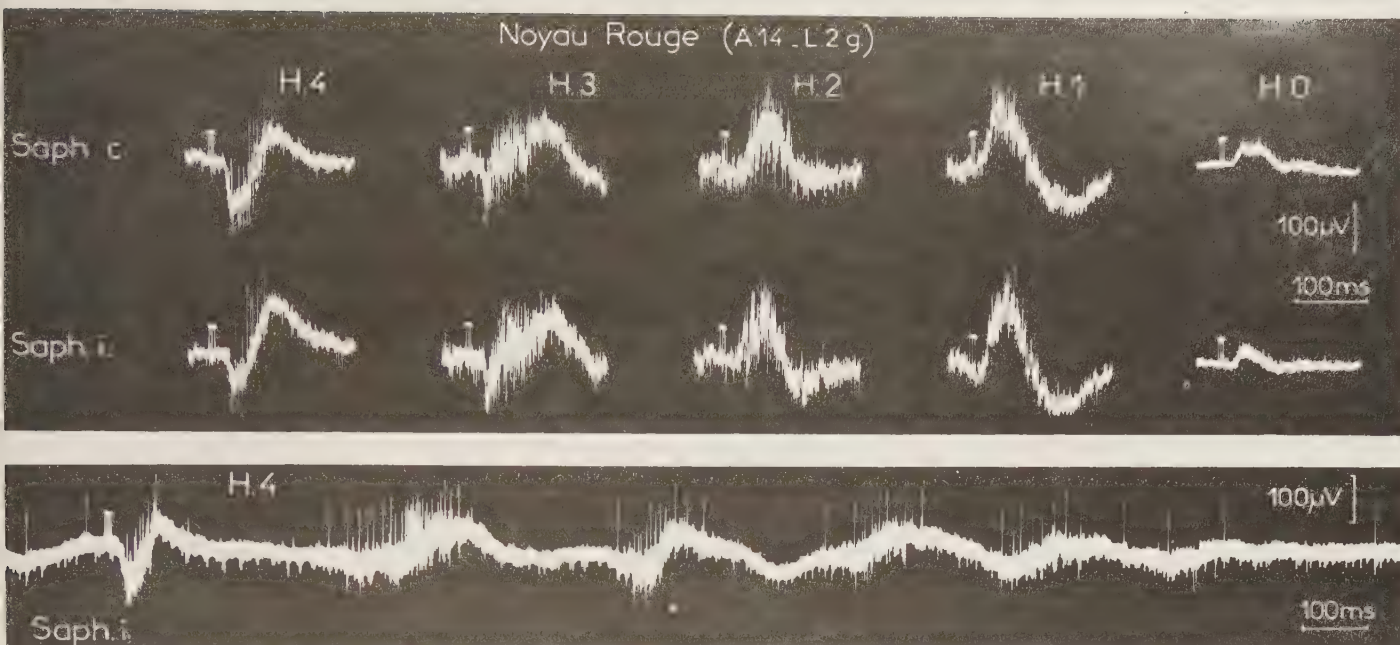


Fig. 26 - Réponses évoquées dans la partie magno-cellulaire du noyau rouge.

Ligne supérieure : Evolution des ondes lentes au cours de la descente de l'électrode à différents niveaux du noyau rouge.

Ligne inférieure : Les ondes lentes qui apparaissent à brève latence sont suivies par une succession d'inhibition et d'excitation (voir texte).

Saph. c. = nerf saphène contralatéral

Saph. i. = nerf saphène ipsilatéral

TABLEAU II

LATENCES DES ACTIVITES EVOQUEES DANS DIFFERENTES
STRUCTURES CENTRALES CHEZ LE MOUTON - (en msec.)
(Les valeurs extrêmes sont entre parenthèses)

	f.c.	f.i.	a.c.	a.i.	p.c.	p.i.
VP	6-7	3-5	10 (9-12)	-	17 (10-20)	-
CM	15 (10-22)	13 (10-20)	22 (17-29)	24 (20-32)	28 (22-35)	30 (25-35)
VL [⌘]	20 (14-30)	21 (15-28)	31 (20-40)	32 (20-43)	35 (27-45)	37 (28-45)
VA	37 (32-40)	42 (35-45)	37 (33-40)	42 (37-45)	47 (42-52)	53 (45-57)
Rét.	29 (25-33)	27 (25-33)	29 (27-33)	32 (30-35)	34 (32-38)	36 (32-40)
NPC	18 (15-25)	18 (15-25)	25 (20-30)	27 (23-35)	30 (25-35)	32 (26-38)
ZI [⌘]	16 (10-20)	13 (9-16)	24 (12-28)	24 (15-29)	30 (22-35)	35 (25-40)
FRM	18 (14-20)	17 (14-20)	25 (22-28)	28 (25-30)	33 (27-35)	38 (33-40)
NR	réponses non enregistrées	15 (13-17)	18 (16-20)	24 (22-26)	28 (26-30)	

⌘ Les latences les plus courtes sont enregistrées dans la partie caudo-ventrale,
les plus longues dans la partie antérieure du noyau.

En effet nous avons vu dans le chapitre précédent que la représentation corticale la plus étendue est celle des lèvres homolatérales chez le Mouton.

La projection primaire thalamique essentiellement ipsilatérale pour la face est très vraisemblablement une particularité des Ruminants. En effet selon ADRIAN (1943) l'organisation corticale est la même chez la Chèvre et le Mouton. D'autre part, à l'aide d'études histologiques basées sur la dégénérescence des fibres VERHAART (1954), VERHAART et BUSCH (1960), ont montré que le noyau principal du trijumeau projette principalement vers le thalamus ipsilatéral par le faisceau de Wallenberg chez la Chèvre, alors que chez le Chat la projection est essentiellement contralatérale (TORVIK, 1957).

L'organisation des voies descendantes motrices est identique : le noyau du faisceau trigéminal ne reçoit que des fibres corticales directes chez la Chèvre (HAARTSEN et VERHAART, 1967), alors qu'elles sont toutes croisées chez le Chat (KUYPERS, 1958).

Il est actuellement difficile de donner une explication satisfaisante à cette organisation presque exclusivement ipsilatérale des voies somesthésiques et motrices de la face chez les Ruminants.

2) Un certain nombre de caractéristiques des noyaux thalamiques du Mouton rappelle ce qui a déjà été observé chez différentes espèces.

a) Pour le relais spécifique primaire l'importance considérable de la représentation trigéminal (VPM) par rapport à la faible projection spinale (VPL) est à rapprocher des observations faites sur le Lapin (ROSE et MOUNTCASTLE, 1952), le Rat (LIBOUBAN, 1964 ; EMMERS, 1965 et NEIL, 1965) et l'Opossum (PUBOLS et PUBOLS, 1966). Mais contrairement à ce qui se produit chez les espèces précédentes, on différencie aisément chez le Mouton les deux parties du noyau ventral postérieur, tant sur le plan anatomique que fonctionnel. Des résultats analogues ont été décrits également chez le

Raton laveur (WELKER et JOHNSON, 1965), le Chat (MOUNTCASTLE et HENNEMAN, 1949 ; ROSE et MOUNTCASTLE, 1952 ; KRUGER et ALBE-FESSARD, 1960), le Singe (MOUNTCASTLE et HENNEMAN, 1952 ; ALBE-FESSARD et BOWSHER, 1965). Rappelons également que l'importance relative du VPL par rapport au VPM s'accroît du Raton laveur au Singe, et chez l'Homme la représentation spinale est certainement aussi importante que la représentation trigéminal (ALBE-FESSARD et al., 1963).

b) En ce qui concerne les noyaux présentant des réponses de type associatif la faible activité rencontrée dans le CM se rapproche des observations faites sur le Rat, et s'oppose à celles tirées de l'étude du Chat et du Macaque. Par contre les "réponses préférentielles" que nous avons obtenues dans la partie ventrale du VL n'ont été trouvées que chez le Chat (MASSION et al., 1965) et le Singe (ALBE-FESSARD et BOWSHER, 1965). Les données physiologiques qui se rapportent aux noyaux à réponses convergentes vont donc dans le sens des conclusions de ROSE (1942 b) qui écrivait, en considérant la structure anatomique du thalamus, que la place phylogénétique du Mouton se situe entre les Rongeurs et les Carnivores.

3) Les activités évoquées relativement amples obtenues dans le noyau réticulé du thalamus confirment l'existence de réponses réticulaires somatiques déjà observées chez les autres espèces où elles étaient toutefois identifiées avec plus de difficultés. Les latences sensiblement égales quel que soit l'éloignement de la région du corps stimulée, laisseraient supposer que les afférences sont conduites par des fibres rapides et que les messages auraient à franchir un nombre assez grand de synapses.

4) La partie magno-cellulaire du noyau rouge atteint son développement maximum chez les Ongulés et il était intéressant d'en étudier l'activité. Des réponses aux stimulations sensorielles ont été observées dans le noyau

rouge chez le Chat (ALBE-FESSARD et MASSION, 1959 a ; MASSION et ALBE-FESSARD, 1959 et 1960 a) et le Rat (LIBOUBAN, 1964). Dans ces deux espèces la réponse se caractérise par une onde biphasique à brève latence (comme chez le Mouton) suivie d'une période de silence et d'une phase d'excitation cellulaire. Le mécanisme physiologique qui règle cette activité a été étudié par ALBE-FESSARD et MASSION (1959 b), MASSION et ALBE-FESSARD (1960 b), MASSION (1961). Il s'agit d'un contrôle réflexe de la partie magnocellulaire du noyau rouge par le cervelet, ce que MASSION appelle le "réflexe sensitivo-cérébello-rubrique". Cet auteur a parfois observé une deuxième phase d'inhibition après la première excitation cellulaire, mais nous n'avons pas trouvé dans la littérature la description de quatre cycles successifs d'inhibition - excitation.

L'existence d'une boucle rubro-cérébello-rubrique entretenant ce cycle d'inhibition-excitation ne semble pas devoir être retenue. En effet, MASSION (1961) a montré que la décharge cérébelleuse qui est à l'origine de la réponse tardive chez le Chat est provoquée par des afférences sensorielles ne provenant pas du noyau rouge. Pour expliquer cette succession d'inhibitions et d'excitations dans le noyau rouge, l'hypothèse la plus vraisemblable est celle d'une interaction ou d'une organisation temporelle particulière des décharges dans les deux voies cérébello-rubriques excitatrice et inhibitrice, l'une dominant l'autre à tour de rôle.

5) L'amplitude des potentiels évoqués observés chez le Mouton dans les noyaux thalamiques est faible. Elle n'atteint environ que le tiers ou la moitié de ce qu'elle est normalement chez le Chat ou le Singe, avec le même type d'électrodes et le même mode d'anesthésie. Bien que nous n'en possédions pas d'études quantifiées, la densité cellulaire dans le thalamus du Mouton semble moins importante que celles rencontrées chez d'autres espèces (voir les références dans BAUCHOT, 1962). C'est ce fait qui explique sans doute la faible amplitude des activités évoquées que nous avons enregistrées.

CHAPITRE IV

MISE EN EVIDENCE DU FAISCEAU SPINO-CERVICO-THALAMIQUE CHEZ LE MOUTON

Au cours d'expériences que nous relaterons ultérieurement, des sections bilatérales des faisceaux dorsaux médullaires n'ont pas donné les mêmes résultats sur le réflexe d'éjection du lait, selon que la lésion était thoracique ou cervicale. Il est donc vraisemblable que la structure mise en jeu n'est pas le faisceau dorsal proprement dit mais un faisceau très voisin au niveau thoracique qui s'en éloignerait au niveau cervical. Le faisceau spino-cervico-thalamique tel qu'il a été décrit chez le Chat peut être cette structure, et ceci nous a amené à rechercher sa présence chez le Mouton. En effet ce tractus a été décrit dans un nombre limité d'espèces.

I - RAPPEL D'ANATOMIE COMPAREE ET DESCRIPTION DU FAISCEAU CHEZ LE CHAT

Le "noyau du faisceau cérébelleux" décrit par CAJAL (1909) n'a pas retenu l'attention des neurophysiologistes jusqu'à ce que REXED et BRODAL (1951) en fassent une nouvelle étude chez le Chat et lui donnent son appellation actuelle "noyau cervical latéral". Depuis ce noyau a été retrouvé chez d'autres espèces telles que le Chien (KITAI et HA, 1964), le Raton laveur (HA et al., 1965) et chez quelques Carnivores, Ongulés et Cétacés (MANNEN et SEKI, 1958 ; SEKI, 1962, 1965 ; dans des ouvrages japonais cités par MIZUNO et al., 1967). Son existence est reconnue chez certains singes (MORIN et CATALANO, 1955 ; HA et MORIN, 1964 ; MIZUNO et al., 1967) mais il n'a pas été retrouvé chez les singes anthropoïdes (SEKI, 1962, 1965, cité par MIZUNO et al., 1967), ni chez l'Homme (SEKI, 1962, 1965 ; HA et MORIN,

1964 ; TRUEX et al., 1968). Chez les Rongeurs, s'il existe, sa localisation serait très différente (GWYN et WALDRON, 1968, 1969).

Le noyau cervical latéral a d'abord été uniquement considéré comme le relais spinal d'afférences cérébelleuses (REXED et BRODAL, 1951 ; REXED et STROM, 1952). La mise en évidence du système cervico-thalamique chez le Chat est due à MORIN (1955), MORIN et CATALANO (1955). Les premiers neurones de cette voie sont localisés dans la corne postérieure de la moelle, et leurs axones cheminent le long des faisceaux dorsaux dans la partie la plus dorsale du cordon latéral ipsilatéral où ils constituent le faisceau latéral (LUNDBERG et OSCARSSON, 1961). Celui-ci devient ventral au niveau cervical où une deuxième synapse est établie dans le noyau cervical latéral (REXED et BRODAL, 1951 ; CATALANO et LAMARCHE, 1957), puis le faisceau décusse en C1-C2 et rejoint le lemnisque à la partie basse du bulbe (VERHAART, 1964). Il suit désormais le lemnisque médian jusqu'au noyau ventral postéro-latéral (VPL) du thalamus (MORIN et GARDNER, 1955 ; MORIN et THOMAS, 1955 ; HA et LIU, 1961, 1962, 1966 ; LANDGREN et al., 1965). Ce faisceau essentiellement décrit et étudié chez le Chat n'a été signalé que pour une autre espèce : le Singe (GARDNER et MORIN, 1957).

II - MISE EN EVIDENCE CHEZ LE MOUTON

En tenant compte des particularités anatomiques du faisceau spino-cervico-thalamique tel qu'il a été décrit chez le Chat (Fig. 27), les faisceaux dorsaux et spino-cervico-thalamiques afférents au VPL devraient être chez le Mouton nettement dissociables : au niveau cervical bas ils sont tous deux ipsilatéraux, mais l'un est dorsal, l'autre ventral, tandis qu'au niveau cervical haut l'un est toujours dorsal et ipsilatéral, alors que l'autre est devenu ventral et contralatéral.

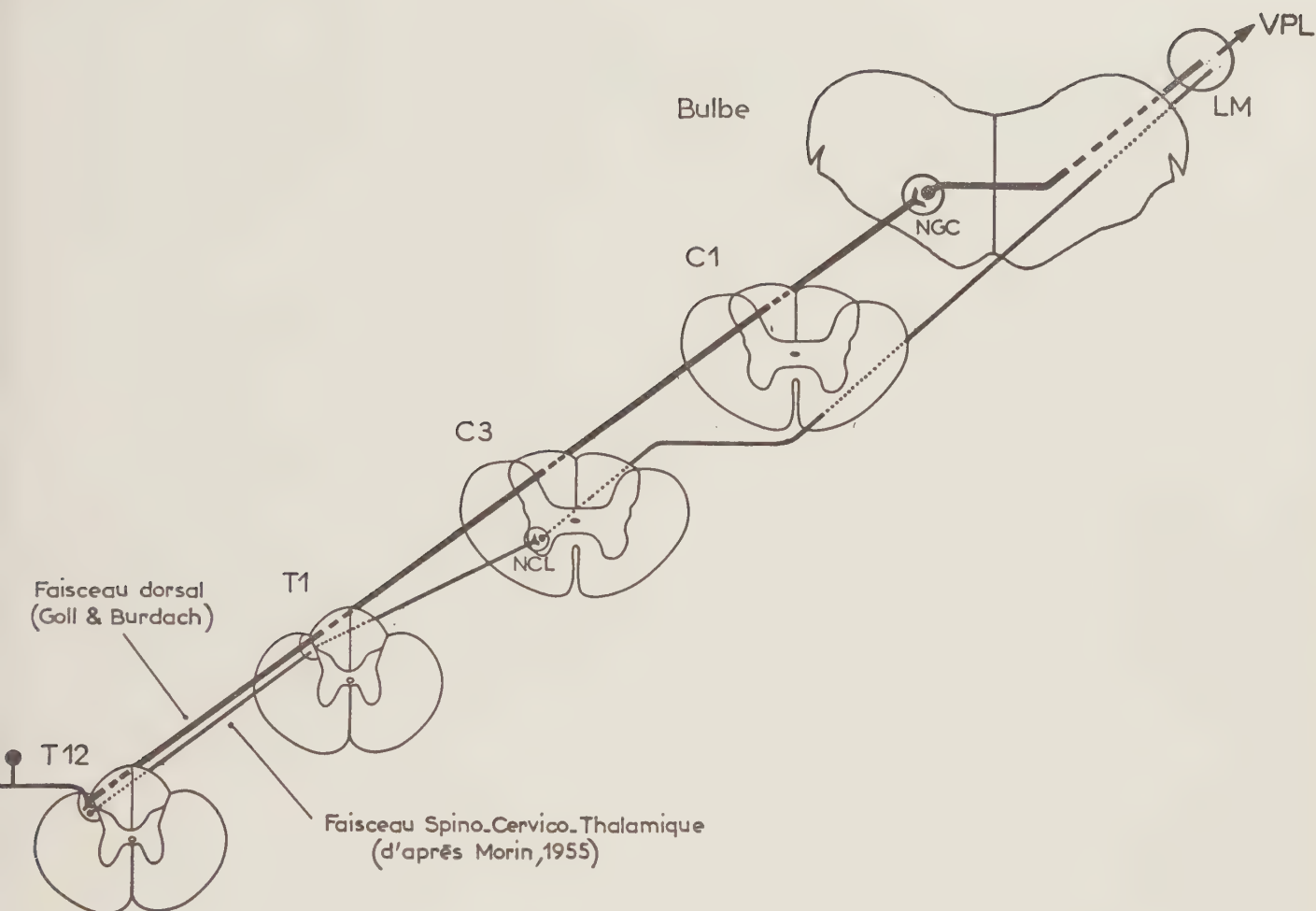


Fig. 27 - Schéma du trajet du faisceau spino-cervico-thalamique comparé à celui du faisceau dorsal (d'après MORIN, 1955).

La seule zone où ils peuvent être aisément dissociés se trouve dans la moelle cervicale.

NCL = noyau cervical latéral

NGC = noyaux gracile et cunéiforme

Pour le vérifier, nous avons enregistré à l'aide de macroélectrodes les activités évoquées dans le VPL par des stimulations périphériques et étudié les modifications apportées par des sections partielles de moelle épinière aux niveaux thoracique et cervical, puis à la jonction bulbo-médullaire.

Les expériences effectuées pour mettre en évidence ce faisceau sont résumées sur les figures 28 et 29, et les résultats sont les suivants :

1) Une section du faisceau dorsal droit débordant légèrement la corne postérieure à la hauteur du 12e segment thoracique (Fig. 28 A) fait disparaître totalement la réponse du VPL gauche à la stimulation du membre postérieur contralatéral. Par contre une intervention identique sur la moelle cervicale diminue simplement l'amplitude des réponses (Fig. 28 B). La taille du potentiel résiduel laisse supposer qu'un grand nombre de fibres du système lemniscal est alors situé en dehors des colonnes dorsales.

2) Les constatations précédentes sont valables pour les VPL droit et gauche et pour les deux hémicorps (Fig. 29 A, B, C). De plus à la jonction bulbo-médullaire les fibres des faisceaux dorsaux n'ont pas encore croisé : elles sont ipsilatérales aux membres stimulés et contralatérales au VPL qu'elles vont gagner. Par contre (Fig. 29 D) les fibres du système primaire qui sont ventrales dans la moelle cervicale ont déjà croisé avant leur entrée dans le bulbe.

Ces dernières suivent donc un trajet qui est en tout point comparable à celui du faisceau spino-cervico-thalamique du Chat dont nous avons rappelé la description précédemment.

III - DISCUSSION

Si l'on en juge par la taille du potentiel résiduel dans le VPL après section des colonnes postérieures au niveau cervical, le rôle fonctionnel

du faisceau spino-cervico-thalamique chez le Mouton est vraisemblablement important, sans doute équivalent à celui des faisceaux de Goll et Burdach. ANDERSSON (1962) a montré qu'il constitue un support important des afférences à l'aire somesthésique SII chez le Chat, tandis qu'OSCARSSON et ROSEN (1966) ont mis en évidence qu'au niveau de l'aire sensori-motrice les colonnes dorsales activent de façon plus efficace le cortex sensoriel, le faisceau spino-cervico-thalamique jouant le même rôle pour le cortex moteur. Or, chez le Mouton les principales projections corticales se trouvent essentiellement sur le gyrus sylvien antérieur (aire SII) et sur le gyrus frontal (riche en cellules pyramidales). Il serait tentant d'établir une relation entre l'importance du faisceau spino-cervico-thalamique et le fait que les projections corticales se situent sur les aires précédemment citées. Il faut néanmoins remarquer que nous n'avons pas localisé chez le Mouton d'activités comparables à celles de l'aire SI et du cortex orbitaire, alors que des projections spino-cervico-thalamiques ont été décrites chez le Chat sur SI (GARDNER et NOER, 1952 ; GARDNER et HADDAD, 1953 ; MORIN, 1955 ; CATALANO et LAMARCHE, 1957 ; MARK et STEINER, 1958 ; NORRSELL et VOORHOEVE, 1962 ; NORRSELL et WOLPOW, 1966) et sur le cortex orbitaire (KORN et RICHARD, 1968).

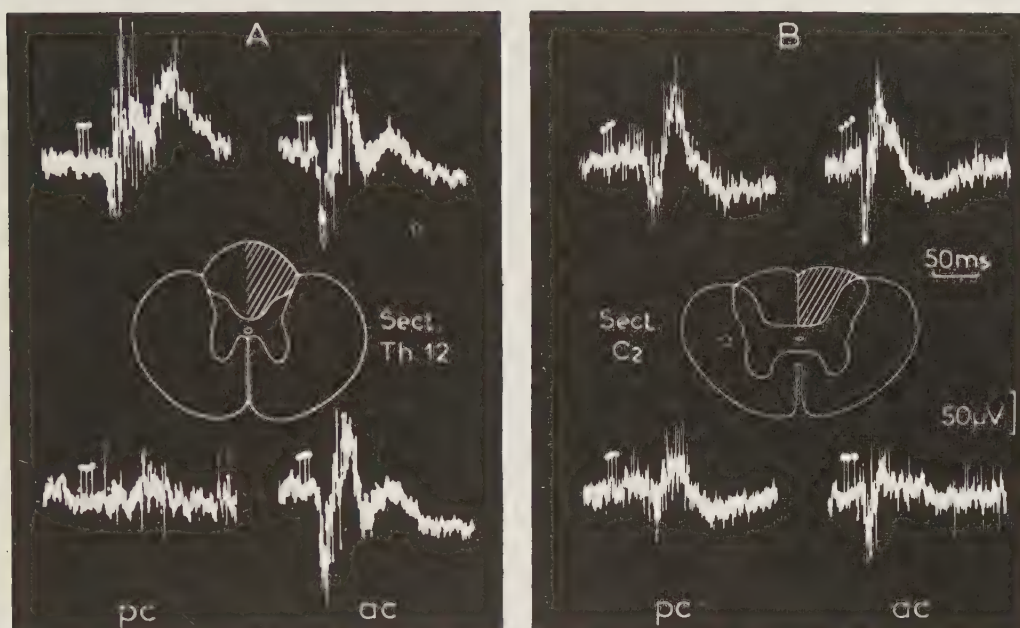


Fig. 28 - Effets comparés de la section des faisceaux dorsaux aux niveaux du 12e segment thoracique (A) et du 2e segment cervical (B).

Les réponses sont enregistrées dans le VPL gauche après stimulation des pattes postérieures contralatérales (pc) et antérieures contralatérales (ac) ; les tracés supérieurs sont les contrôles préalables aux sections.

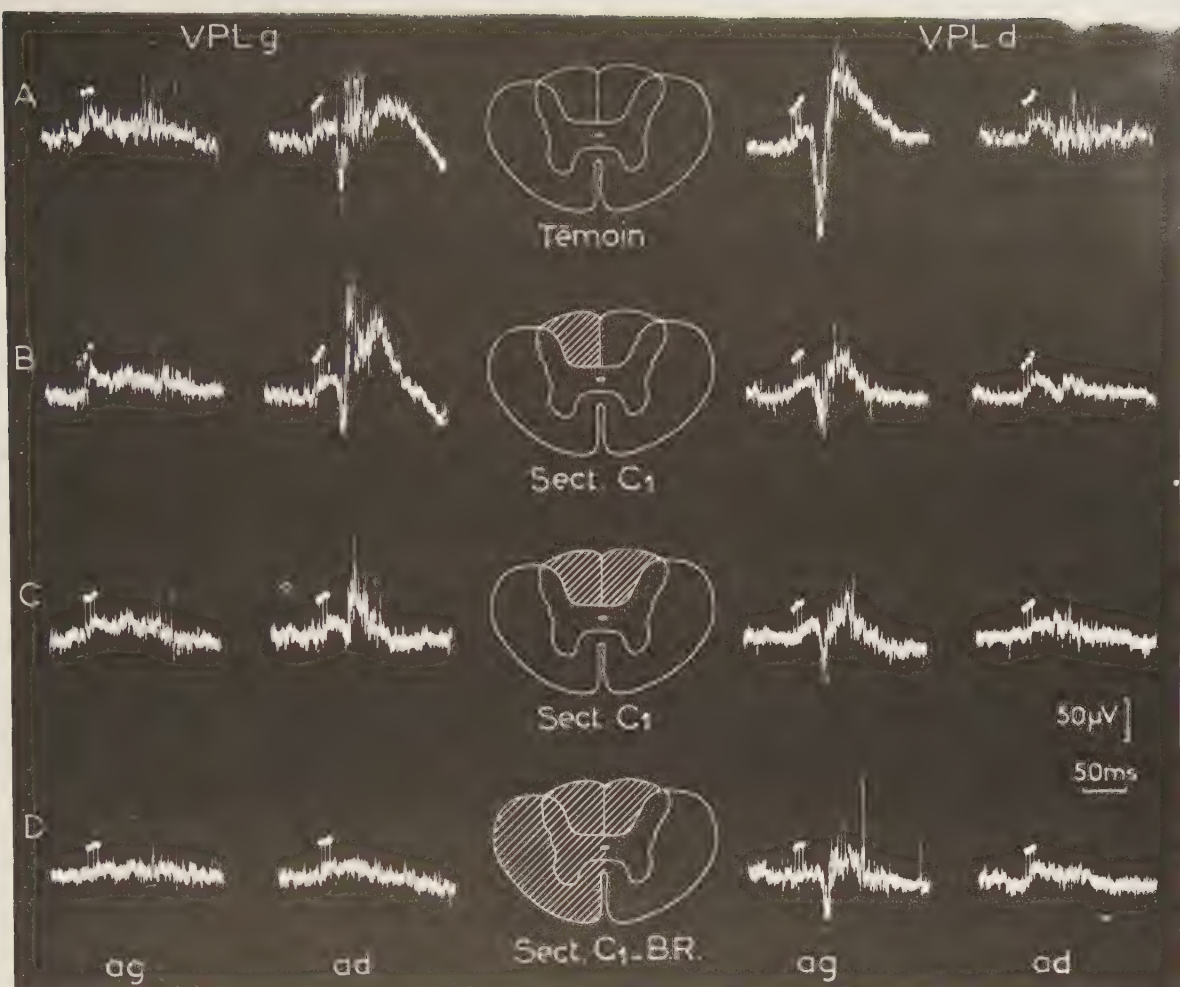


Fig. 29 - Démonstration qu'un faisceau afférent au VPL est situé hors des colonnes dorsales dans la moelle cervicale et croise avant de pénétrer dans le bulbe.

Enregistrement dans les VPL gauche (VPLg) et droit (VPLd) des réponses à la stimulation des pattes antérieures droite (a.d.) et gauche (a.g.).

A - Réponses témoins.

B - Après section du faisceau dorsal gauche au niveau du 1er segment cervical, la réponse du VPLd à la stimulation de la patte ipsilatérale à la section diminue d'amplitude.

C - Même résultat dans le VPLg après section du faisceau dorsal droit.

D - La réponse résiduelle à la stimulation de la patte avant droite dans le VPLg disparaît après hémisection gauche. Il s'agit donc de fibres qui ont déjà croisé à ce niveau et se trouvent dans le quadrant antérieur.

CONCLUSIONS GENERALES SUR LA PREMIERE PARTIE

Les expériences dont nous venons d'exposer les résultats avaient pour but de fournir :

- des moyens de travail pour entreprendre des études sur le réflexe neuro-endocrinien d'éjection du lait (atlas stéréotaxique du cerveau de Brebis et propriétés électrophysiologiques des structures sous-corticales) ;

- des données pour comprendre certains résultats obtenus sur ce sujet (représentation corticale de la glande mammaire et description du faisceau spino-cervico-thalamique du Mouton).

C'est pourquoi nous n'avons pas cherché à approfondir systématiquement ce travail pour donner des explications physiologiques à certains phénomènes.

Il conviendra toutefois de retenir que chez les Ovins :

- la stéréotaxie est d'un usage commode ;
- les projections trigéminales sont bilatérales au niveau cortical, mais presque exclusivement homolatérales au niveau thalamique ;
- la réponse du noyau rouge aux stimulations sensorielles est très complexe ;
- l'importance relative du faisceau spino-cervico-thalamique est peut-être en relation avec l'existence des projections corticales essentiellement sur le gyrus sylvien antérieur (SII) et à un degré moindre sur le gyrus frontal.

DEUXIEME PARTIE

ETUDE ELECTROPHYSIOLOGIQUE DES VOIES AFFERENTES
A LA TIGE PITUITAIRE
RESPONSABLES DE LA LIBERATION D'OCYTOCINE

CHAPITRE I

CHOIX ET DEFINITION DES METHODES D'ETUDE

La succion des mamelons provoque une augmentation de la pression intramammaire, témoin d'une libération d'ocytocine chez les Mammifères. La dilatation vaginale a un effet similaire pour quelques espèces, notamment pour la Brebis (DEBACKERE et PEETERS, 1960 a,b). Chez la Chatte la décharge hormonale produite par ces deux types de stimulations est précédée d'un accroissement de l'activité électrique des cellules du noyau paraventriculaire (BROOKS et al., 1966) et des fibres de la tige pituitaire (ISHIKAWA et al., 1966 a).

Si nous pouvons mettre en évidence ces signaux chez la Brebis, dans quelle mesure peuvent-ils servir à l'étude des voies ascendantes du réflexe d'éjection du lait ?

I - L'AUGMENTATION DE LA PRESSION INTRAMAMMAIRE ET LES STIMULATIONS NERVEUSES

La stimulation de différents organes (vagin, vésicules séminales), de plusieurs nerfs (optique, pneumogastrique, sciatique, saphène) et de nombreuses structures nerveuses centrales, entraîne une libération d'ocytocine chez différentes espèces (voir bibliographie dans HARRIS, 1955 ; FITZPATRICK, 1957, 1960 ; DENAMUR et MARTINET, 1959 c ; PEETERS et al., 1960 ; DENAMUR, 1965).

Nous avons cherché à contrôler ces résultats sur les brebis que nous utilisons. Outre la pression intramammaire nous avons parfois enregistré la pression artérielle afin de déceler les éventuelles libérations de vasopressine.

1) EFFETS DE QUELQUES STIMULATIONS PERIPHERIQUES

a) La dilatation vaginale provoque une augmentation de la pression intramammaire 40 à 60 secondes après le début de la stimulation sur les préparations chloralosées ou thalamiques (Fig. 30). Nous ne faisons que confirmer les résultats de DEBACKERE et PEETERS (1960 a,b) obtenus également chez la Brebis.

C'est le seul type de stimulation qui produise un effet reproductible. Pour obtenir une réponse d'amplitude comparable par des injections intraveineuses d'ocytocine, il est nécessaire d'utiliser des doses variant de $7,5 \cdot 10^{-3}$ à $2 \cdot 10^{-2}$ UI.

Nous n'avons pas observé d'effet vasopressique.

b) La stimulation répétitive du bout central du nerf pneumogastrique (4 V ; 0,2 ms ; 50 Hz ; pendant 20 secondes à 1 minute) entraîne simultanément l'augmentation de la pression artérielle et de la pression intramammaire.

Seule la stimulation du bout central est efficace et l'amplitude de la réponse obtenue est comparable à celle que nous observons après une dilatation vaginale (Fig. 31).

Dans certains cas il n'y a que l'effet vasopressique qui apparaisse (Fig. 32), ce qui confirme l'importance des afférences vagales dans la libération de l'hormone antidiurétique.

c) La stimulation répétitive du nerf saphène (4 V ; 0,2 ms ; 50 Hz) provoque parfois une faible augmentation de la pression artérielle et de la pression intramammaire, sur les animaux dont le seuil de réponse à l'ocytocine exogène est le plus bas (Fig. 33). On peut toutefois émettre des

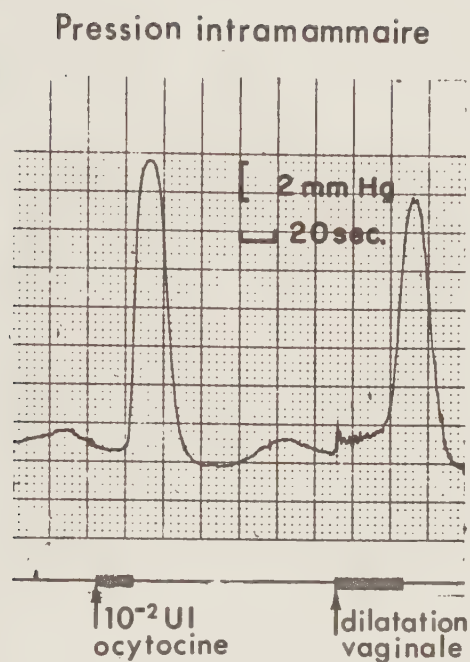


Fig. 30 - Effet de la dilatation vaginale sur la pression intramammaire.

L'augmentation de la pression est sensiblement identique après l'injection intraveineuse de 10^{-2} UI d'ocytocine.

Pression intramammaire

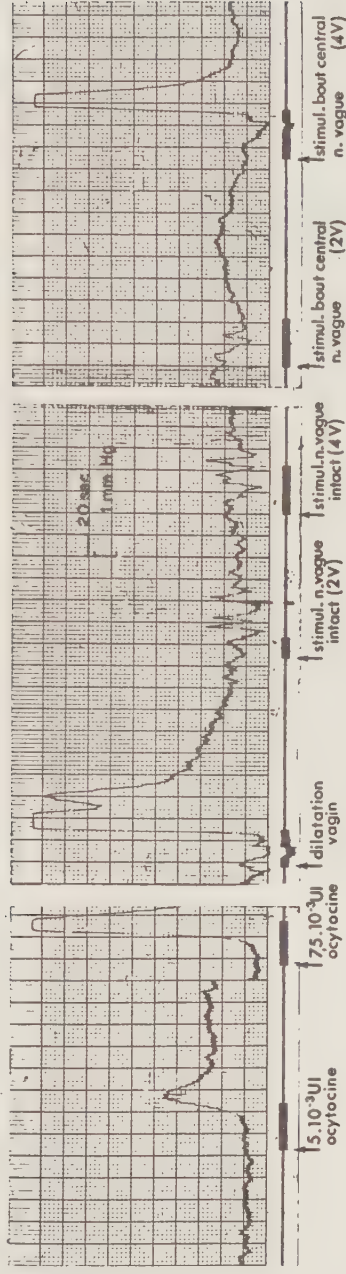


Fig. 31 - Effet de la stimulation répétitive du nerf vague sur la pression intramammaire.

La stimulation du bout central est seule efficace. L'augmentation de la pression est identique après l'injection de $7,5 \cdot 10^{-3}$ UI d'ocytocine.

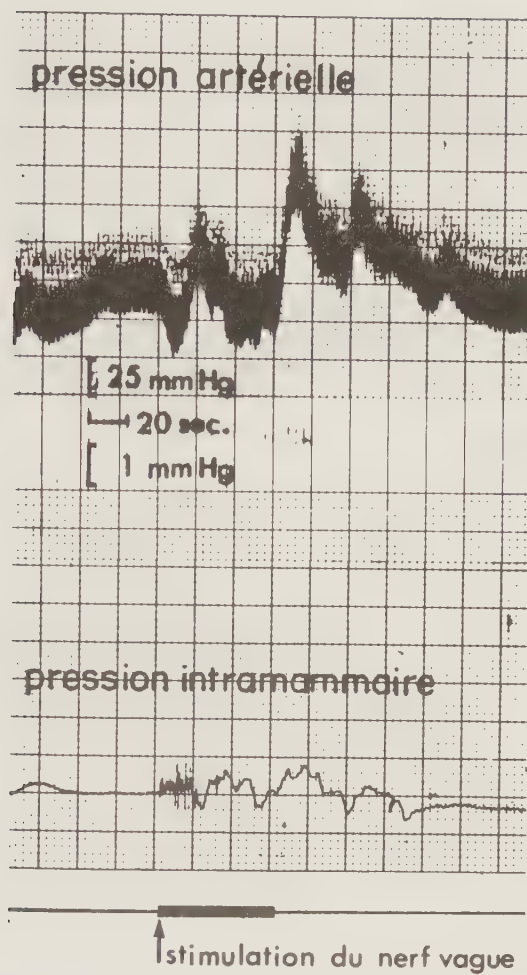


Fig. 32 - La stimulation du bout central du nerf vague a parfois un effet uniquement vasopressique.

Il n'y a ici aucune variation notable de la pression intramammaire.

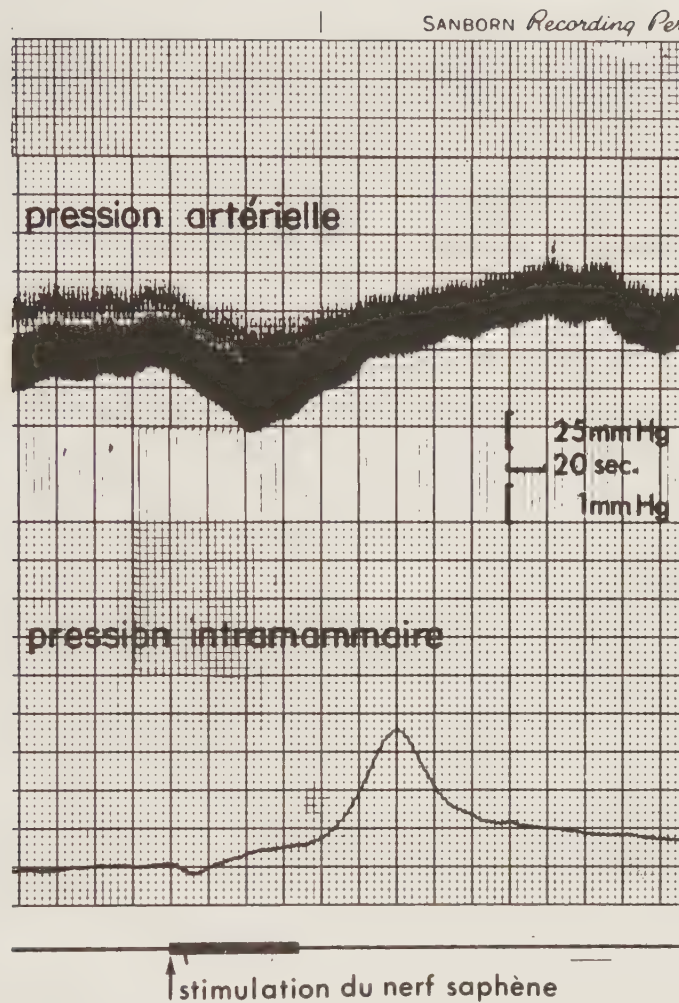


Fig.33: La stimulation répétitive du nerf saphène intact provoque une faible augmentation de la pression artérielle et de la pression intramammaire.

Il faut noter que la réponse est tardive et atypique.

réserve sur la nature des hormones ainsi libérées car la latence des réponses est souvent longue et la forme des courbes est atypique.

d) Les glandes mammaires : Des stimulations tactiles, thermiques et électriques de la peau, des stimulations électriques des nerfs inguinaux (nerfs intacts ou bout central) n'entraînent pas de libération apparente d'ocytocine sur les animaux anesthésiés. Cependant au cours de deux expériences portant sur des préparations thalamiques, une augmentation de pression intramammaire est apparue 20 à 25 secondes après l'application d'une salve de 3 à 5 chocs électriques (3 V ; 0,2 ms ; 300 Hz) sur le nerf inguinal intact.

L'augmentation de la pression intramammaire obtenue par la dilatation vaginale ou l'injection intra-jugulaire d'ocytocine n'est pas inhibée par la stimulation répétitive du nerf inguinal intact (Fig. 34).

2) EFFET DES STIMULATIONS CENTRALES

La stimulation bipolaire (2 à 5 V ; 0,2 ms ; 50 Hz ; pendant 20 secondes à 1 minute) de structures extra-hypothalamiques, ne provoque jamais d'augmentation de la pression intramammaire. L'exploration point par point de l'hypothalamus antérieur permet de constater des effets multiples (accélération cardiaque, violente contraction du rumen accompagnée ou non de régurgitation, micturition, augmentation de pression intramammaire), qui sont localisés dans les zones hypothalamiques représentées sur la figure 35.

Des augmentations de la pression intramammaire sont obtenues à partir de la tige pituitaire, du noyau paraventriculaire et d'une zone ventrolatérale au NPV, 1 à 2 mm en dessous. Dans ce dernier cas nous stimulons vraisemblablement des fibres issues du noyau qui vont rejoindre la post-hypophyse. Toutefois, la tige hypophysaire est la seule structure dont la stimulation est

régulièrement suivie d'une augmentation de la pression intramammaire chez tous les animaux. Par contre, il n'y a pas toujours d'effet vasopressique décelable (Fig. 36).

La libération d'ocytocine n'est jamais constatée après la stimulation d'autres régions de l'hypothalamus antérieur, notamment du noyau supra-optique.

3) DISCUSSION

Dans une revue générale sur le système hypothalamo-neuro-hypophysaire et l'éjection du lait, DENAMUR (1965) notait qu'il est paradoxal que la libération d'ocytocine ait été enregistrée plus fréquemment et plus facilement après la stimulation de nerfs autres que les nerfs mammaires. Il ne semble pas que la présence de fibres adrénérgiques dans les nerfs inguinaux (LINZELL, 1955, 1959 et revue de DENAMUR et MARTINET, 1959 c) soit responsable de l'absence d'augmentation de la pression intramammaire : la figure 34 montre que les dilatations du vagin ou les injections intraveineuses de doses identiques d'ocytocine produisent des réponses de même amplitude, que le nerf soit stimulé ou non. Il n'y a donc pas d'effet adrénérgique apparent après la stimulation du nerf inguinal intact chez la Brebis.

Au niveau central, la tige pituitaire est la seule structure dont la stimulation ait un effet constant sur la pression intramammaire. Ceci peut s'expliquer par la forte concentration des fibres hypothalamo-post-hypophysaires : le nombre de fibres dépolarisées est beaucoup plus élevé que dans toute autre région et la quantité d'hormones libérées doit être plus importante. Cette remarque est d'autant plus valable que nous n'utilisons que des électrodes bipolaires dont l'action est beaucoup plus localisée qu'avec des électrodes monopolaires.

Pression intramammaire

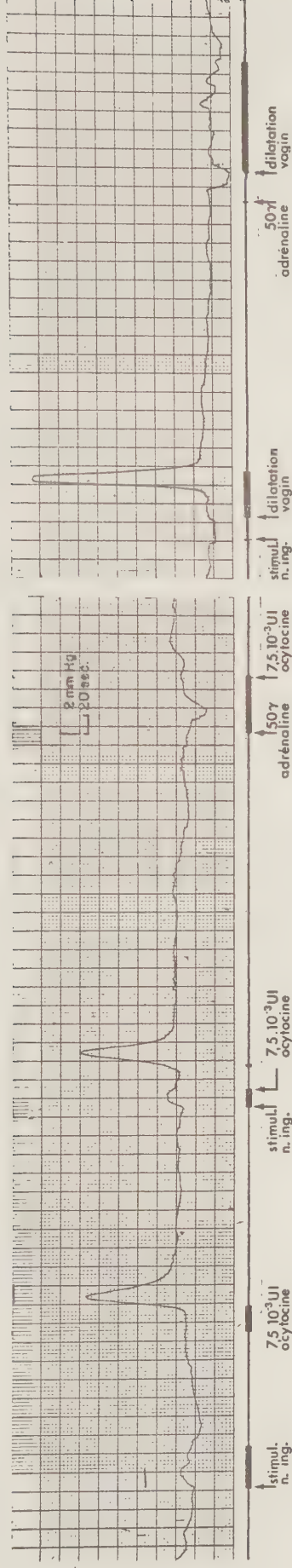


Fig. 34 - La stimulation répétitive du nerf inguinal intact n'a pas d'effet adrénergique apparent susceptible de bloquer l'éjection du lait.

L'augmentation de la pression intramammaire par l'injection intraveineuse d'ocytocine ou la dilatation vaginale n'est pas inhibée par la stimulation du nerf, alors qu'elle est bloquée par l'adrénaline exogène.

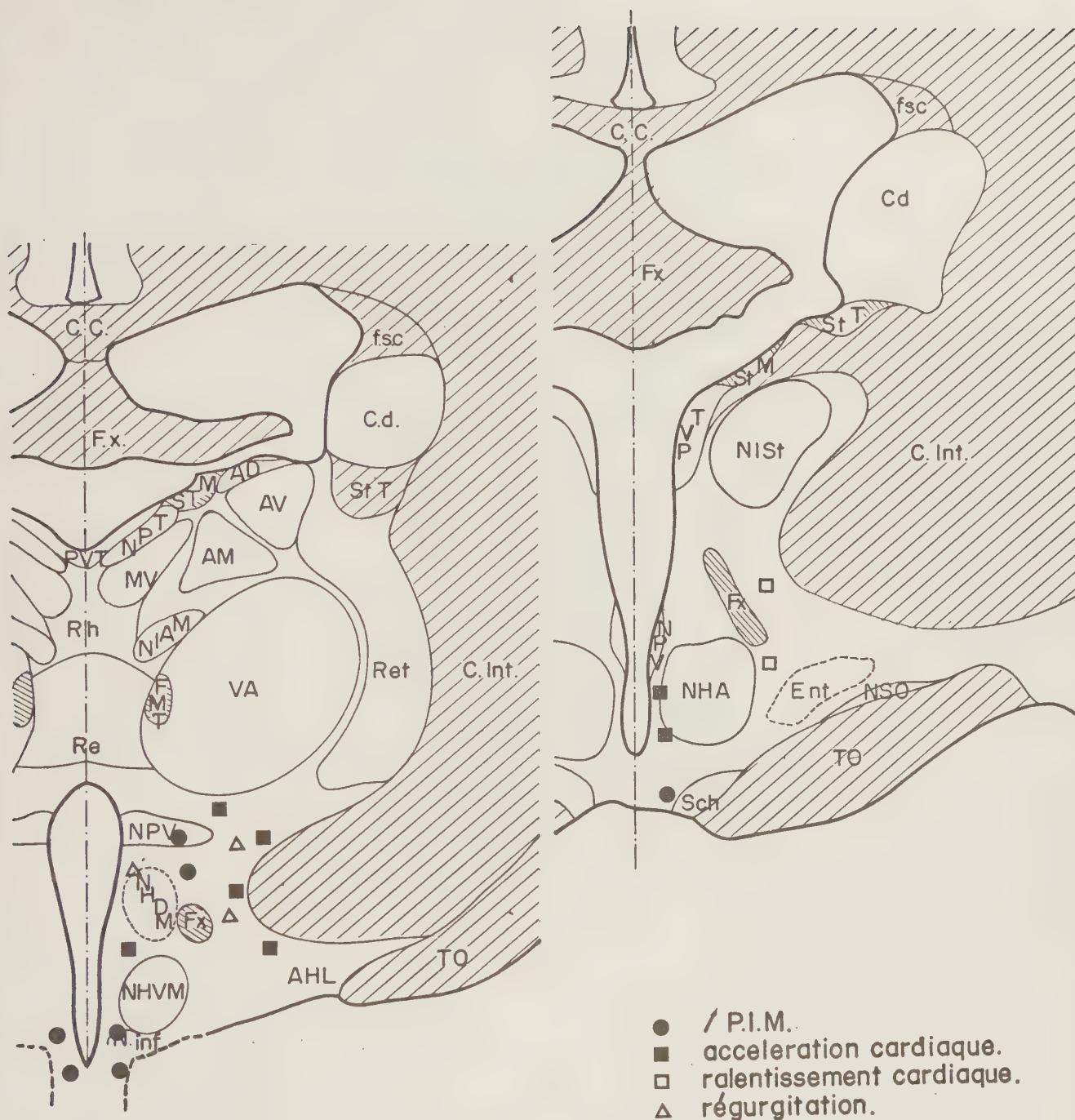


Fig. 35 - La stimulation bipolaire de différentes aires hypothalamiques a des effets multiples.

L'augmentation de la pression intramammaire (PIM) est toujours observée lorsque la pointe de l'électrode est située dans la tige pituitaire. Au contraire, dans les zones proches du noyau paraventriculaire (NPV), les résultats sont irréguliers.

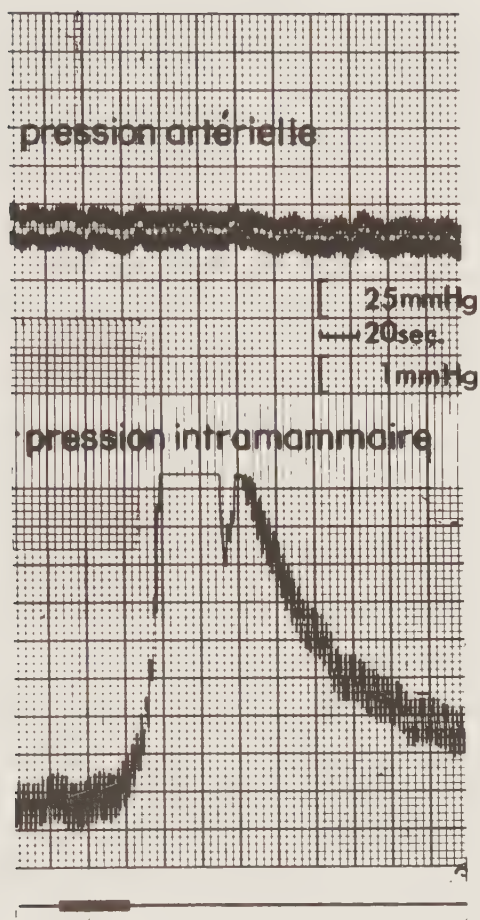


Fig. 36 - La stimulation répétitive de la tige pituitaire n'a pas systématiquement un effet vasopresseur.

Il est également possible que les stimulations dans les zones de l'hypothalamus antérieur aient un effet adrénérgique masquant la libération d'ocytocine, comme cela a été signalé chez le Lapine (CROSS, 1955 b, c, 1958). Un résultat analogue n'a pas été mis en évidence chez les petits Ruminants. Au contraire ANDERSSON (1951 b) provoque l'éjection du lait chez la brebis vigile par la stimulation monopolaire de zones hypothalamiques très voisines du noyau supraoptique (il stimule vraisemblablement le tractus supraoptico-hypophysaire). Chez la Chèvre un effet similaire est observé dans les noyaux supraoptiques (ANDERSSON, 1951 b ; ANDERSSON et Mac CANN, 1955 a ; POPOVICI, 1958) et les noyaux paraventriculaires (ANDERSSON et Mac CANN, 1955 a, b ; POPOVICI, 1963). Toujours chez la Chèvre, CLEVERLEY et al. (1968) détectent de l'ocytocine dans la veine jugulaire après la stimulation monopolaire du noyau ventro-médian hypothalamique, de la région tubérale basale, du noyau supraoptique, des aires préoptiques et hypothalamiques antérieures. Ces auteurs ne signalent aucun effet dans le noyau paraventriculaire. Nous ne pensons pas utile de développer ici les données réunies pour les autres espèces et nous renvoyons pour la bibliographie à la revue de DENAMUR (1965).

En fait les résultats sont limités par le peu de sensibilité à l'ocytocine exogène des animaux que nous utilisons. En effet nous travaillons sur des brebis anesthésiées depuis longtemps et ceci ne favorise pas les réponses des cellules myoépithéliales à l'ocytocine pour une espèce qui n'est pas naturellement très sensible. Sur nos préparations le seuil des réponses qui est de 5 à 7 mU immédiatement après l'injection d'anesthésique, passe rapidement à des valeurs situées entre 10 et 50 mU. La brebis vigile est sensible à des doses de 4 à 6 mU (ANDERSSON, 1951 a, b, c).

Chez la Brebis, l'augmentation de la pression intramammaire comme témoin de la libération d'ocytocine est donc un test insuffisamment

sensible, et il convient de rechercher si l'activité électrique des noyaux paraventriculaires et supraoptiques ou de la tige pituitaire est un critère plus satisfaisant.

II - L'ACTIVITE ELECTRIQUE DU SYSTEME HYPOTHALAMO-NEUROHYPO-PHYSIAIRE

L'hypothalamus antérieur est la zone où commence une plus grande variabilité des coordonnées stéréotaxiques. Les risques d'erreur sont plus grands et la probabilité d'atteindre une structure est d'autant plus faible que son volume est petit. Il est donc nécessaire d'accroître la précision stéréotaxique par une localisation fonctionnelle (effet périphérique visible d'une stimulation locale). Or, la tige pituitaire est non seulement de taille plus importante que les noyaux supraoptiques et paraventriculaires, mais c'est de plus la seule structure où la stimulation provoque régulièrement une augmentation de la pression intramammaire. Enfin, si l'activité électrique des noyaux neurosécréteurs peut être captée à l'aide de microélectrodes (CROSS et GREEN, 1959), celle-ci est difficilement visible lorsqu'on utilise des électrodes bipolaires concentriques. Au contraire, dans la tige pituitaire l'enregistrement des signaux électriques est possible à l'aide de cette technique. Les résultats obtenus avec les différents types d'électrodes sont les suivants :

A - CARACTERISTIQUE DES POTENTIELS RECUEILLIS DANS LA TIGE PITUITAIRE AVEC DES ELECTRODES BIPOLAIRES CONCENTRIQUES

I) DANS LA PARTIE PROXIMALE AVEC APPROCHE STEREOTAXIQUE

C'est dans cette partie que l'activité de la tige pituitaire est recueillie le plus aisément. Pour obtenir des résultats satisfaisants par voie stéréotaxique, il est nécessaire d'aborder la tige dans sa partie médiane.

Compte tenu de la taille du sinus veineux interhémisphérique chez le Mouton, il est indispensable de le couper après avoir effectué une double ligature. La marge d'erreur permettant d'obtenir une activité électrique est en effet très faible et ne dépasse guère 0,5 mm de part et d'autre de la ligne médiane, et 1,5 mm dans le sens antéro-postérieur. Les meilleures conditions d'enregistrement sont réalisées quand la tige pituitaire est la première structure rencontrée après la traversée du 3^e ventricule (en général plan stéréotaxique A29). L'activité spontanée est constituée d'un bruit de fond assez uniforme d'une dizaine de microvolts avec de temps à autre, à fréquence très irrégulière, des bouffées d'activités atteignant 20 à 40 μ V et durant de 250 à 300 ms. Ces signaux sont obtenus dès que la pointe de l'électrode pénètre la structure. Trois quarts de millimètre plus bas toute activité cesse et rien ne réapparaît si la descente est poursuivie. Ceci s'explique par le fait que les deux pôles se trouvant dans la structure ils enregistrent des phénomènes en phase qui s'annulent.

Dans certains cas nous observons un tracé extrêmement mouvementé, surtout pour les préparations thalamiques. Ces irrégularités de la ligne de base sont totalement indépendantes de l'activité électrique de la tige pituitaire et sont dues à des mouvements de pulsation généralement synchrones des battements cardiaques. L'enregistrement devient souvent impossible et nous devons introduire dans le circuit un filtre passe-haut (en général à 60 Hz) qui supprime toutes les ondes lentes.

a) La dilatation vaginale se traduit par une augmentation rapide du bruit de fond qui atteint 40 à 50 μ V avec de très nombreuses pointes qui correspondent aux potentiels électriques des fibres les plus proches de la focale de l'électrode. Nous voyons sur la figure 37 que cette activité précède l'augmentation de la pression intramammaire de 40 à 60 secondes.

b) La stimulation répétitive des nerfs (inguinal, saphène et pneumogastrique) (5 V ; 0,2 ms ; 50 Hz) permet d'obtenir un tracé semblable à celui évoqué par la dilatation vaginale (Fig. 38). Bien que l'activité électrique de la tige pituitaire soit comparable, il n'en a résulté d'augmentation de pression intramammaire que pour le nerf pneumogastrique (voir même chapitre - paragraphe I).

c) La stimulation brève des nerfs par une salve de 3 à 5 chocs (5 à 10 V ; 0,2 ms ; 300 Hz) entraîne l'apparition d'une onde négative d'amplitude variable, généralement faible (40 à 50 μ V) et de longue durée (200 ms). Cette onde lente est surmontée de très nombreuses pointes (Fig. 39, ligne supérieure). L'introduction dans le circuit d'un filtre passe-haut supprime uniquement l'onde lente, sans affecter l'activité des pointes (Fig. 39, ligne inférieure). La latence des réponses varie de 120 à 150 ms suivant les animaux après stimulation des nerfs inguinaux et saphènes. Elle est inférieure de 10 à 12 ms après la stimulation du nerf pneumogastrique.

2) DANS LA PARTIE PROXIMALE AVEC APPROCHE VENTRALE

L'électrode pénètre dans la tige sous un angle de 45° environ après une approche paralaryngée. La réponse obtenue par la dilatation vaginale ou la stimulation itérative des nerfs est en tous points comparable à celle enregistrée à l'aide d'une électrode implantée par stéréotaxie dans la partie proximale. Par contre les potentiels évoqués par la stimulation brève des nerfs sont inversés. On observe une onde lente positive dont tous les paramètres sont identiques aux précédents (Fig. 40). La réponse disparaît quand les deux pôles sont dans la tige.

3) DANS LA PARTIE DISTALE DE LA TIGE PITUITAIRE

Cette méthode d'enregistrement est beaucoup plus difficile à



Fig. 37 - La dilatation vaginale provoque non seulement une augmentation de la pression intramammaire (PIM, ligne inférieure), mais également un accroissement de l'activité électrique recueillie dans la tige hypophysaire (ligne supérieure).

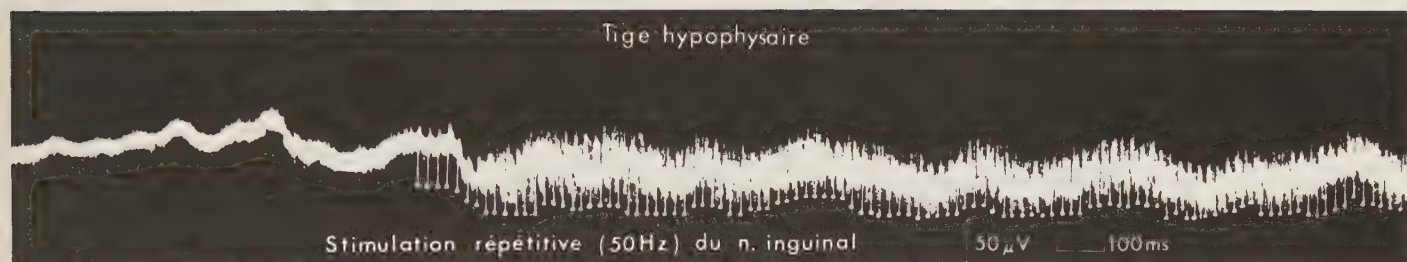


Fig. 38 - La stimulation répétitive du nerf inguinal évoque dans la tige hypophysaire une activité comparable à celle qui est obtenue par la dilatation du vagin.

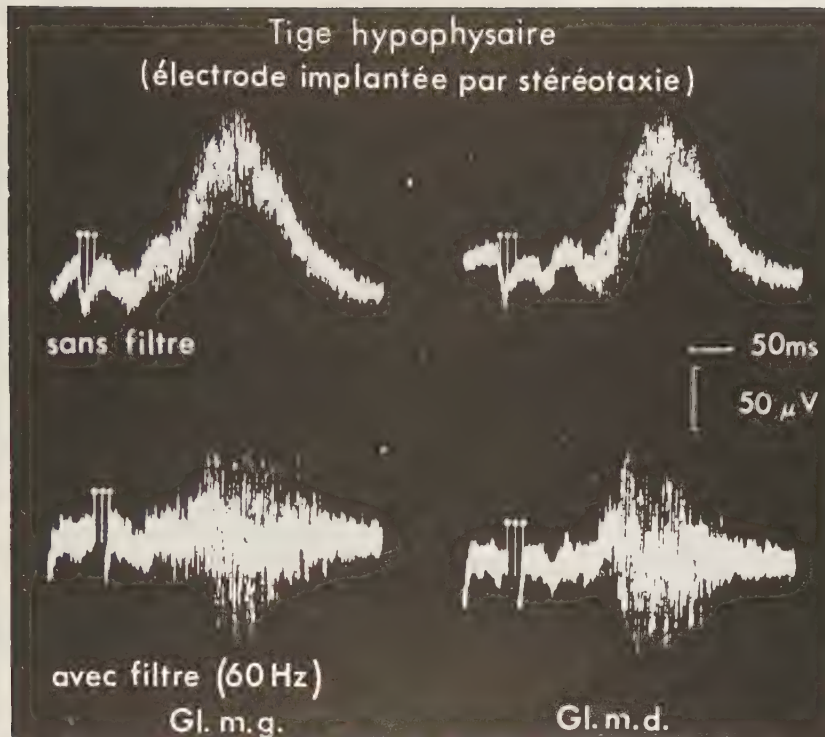


Fig. 39 - Potentiels évoqués dans la tige hypophysaire à l'aide d'une salve brève sur les nerfs inguinaux des glandes mammaires gauche (Gl.m.g.) et droite (Gl.m.d.).

Ligne supérieure : Enregistrement dans des conditions normales.

Ligne inférieure : Enregistrement lorsqu'on introduit un filtre passe-haut de 60 Hz dans le circuit.

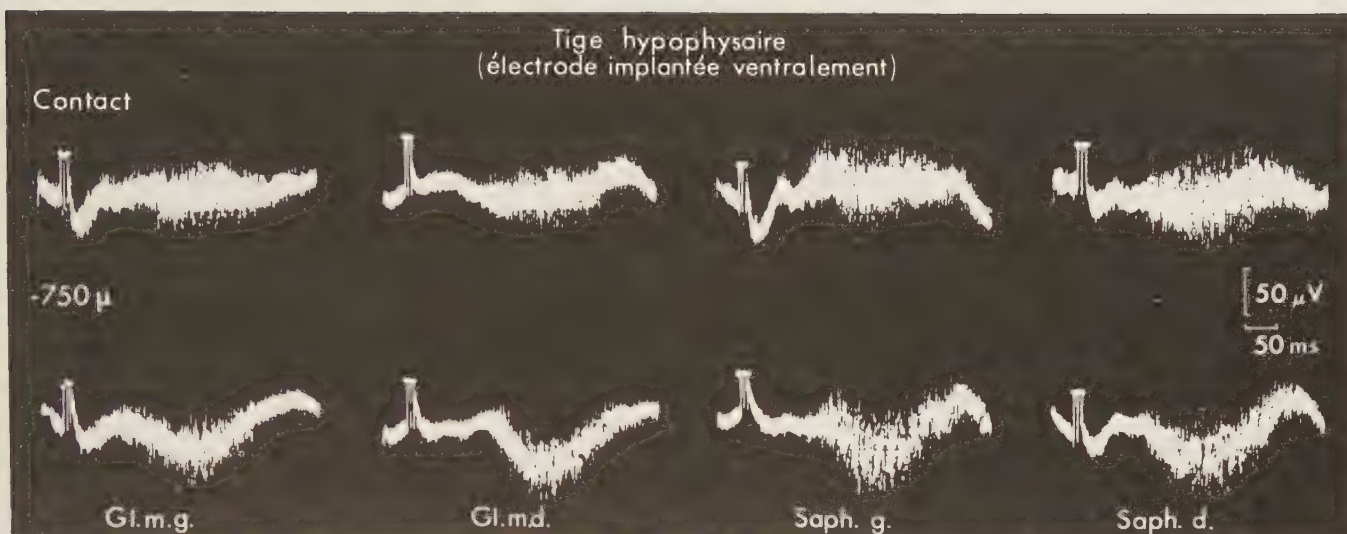


Fig. 40 - Réponses enregistrées dans la tige hypophysaire lorsque l'électrode est mise en place par une approche ventrale. Contrairement aux résultats obtenus après une implantation stéréotaxique, l'onde lente est positive.

La ligne supérieure correspond à un enregistrement réalisé lorsque la pointe de l'électrode se trouve juste au contact de la tige hypophysaire.

La ligne inférieure montre les tracés après la pénétration de la pointe de l'électrode.

réaliser. Elle est possible dans un plan stéréotaxique situé 3 à 4 mm en arrière de celui que nous avons défini pour aborder la partie proximale de la tige (A25 ou A26). A ce niveau, les fibres hypothalamo-post-hypophysaires courent en un tractus très étroit vers la neurohypophyse après avoir fait un coude en direction caudale. Ce faisceau est alors parallèle à la base du cerveau, au-dessus de l'adénohypophyse et pour l'atteindre l'électrode doit traverser la tente de la selle turcique, membrane conjonctive qui sépare l'hypophyse du cerveau. Il s'ensuit fréquemment des dommages divers (électrode abîmée, hémorragie importante) qui rendent ce type d'enregistrement difficilement réalisable. Les réponses obtenues sont différentes des précédentes : l'activité de pointes est très faible, souvent nulle, pendant la dilatation vaginale et la stimulation répétitive des nerfs. Par contre, une salve appliquée sur un nerf saphène ou inguinal entraîne l'apparition d'un potentiel biphasique d'amplitude beaucoup plus importante que précédemment, avec une activité de pointes très réduite (Fig. 41). Après une latence de 140 ms en moyenne, apparaît une onde négative de $300\mu\text{V}$ d'amplitude et de 90 ms à 100 ms de durée. Elle est suivie d'une onde positive légèrement moins ample ($250\mu\text{V}$) et plus longue : 120 à 160 ms.

B - ENREGISTREMENT A L'AIDE DE MICROELECTRODES

Nous avons fait des tentatives d'enregistrement sur 5 brebis. Les électrodes ont été implantées par stéréotaxie sur 4 animaux, par voie ventrale sur un.

La tige est soumise à des battements synchrones du rythme cardiaque et si les inconvénients créés par ces mouvements peuvent être éliminés lors des dérivations avec des électrodes bipolaires, ceux-ci constituent un gros problème avec des microélectrodes. Lorsque l'une d'elles parvient à pénétrer dans la tige pituitaire sans se casser, il est pratiquement impossible de garder les fibres fonctionnelles pendant un temps suffisant pour enregistrer l'activité. Nous y sommes parvenu deux fois en abordant la tige ventralement. Les figures 42 et 43 montrent les tracés obtenus. Les fibres ont peu d'activité spontanée

ce qui peut être dû au mode d'anesthésie (chloralose). Elles répondent par une pointe ou deux à la stimulation des nerfs (Fig. 42). La dilatation du vagin entraîne l'apparition d'une activité qui croît pendant 3 à 4 secondes pour atteindre une fréquence maximum qui n'excède jamais 5 par seconde (Fig. 43).

Ce tracé est le plus long que nous ayons réussi à faire, après quoi nous avons perdu la fibre enregistrée.

C - DISCUSSION

I) CARACTERISTIQUES DES REPONSES

a) L'activité spontanée : Les bouffées de "pointes" qui apparaissent à intervalles irréguliers dès que l'électrode pénètre dans la tige pituitaire ne sont liées ni au rythme cardiaque ni à la respiration de l'animal. Le même phénomène est observé, avec des électrodes identiques, dans la neurohypophyse humaine par HARDY (1965 a,b , 1966 a,b). Pour cet auteur, une telle activité électrique, déprimée par les neuroleptiques, augmentée par l'atropine, serait à l'origine du transfert des vésicules de neurosécrétat le long des axones du tractus hypothalamo-neurohypophysaire et de leur libération à l'extrémité axonique. Cette interprétation rappelle l'observation faite à la jonction neuro-musculaire par FATT et KATZ (1951) qui ont pu relier l'existence de potentiels spontanés à la décharge de quanta d'acétyl-choline. Par contre, il n'existe pas de faits expérimentaux en faveur d'un tel mécanisme dans la neurohypophyse.

Toutefois nous avons constaté que cette activité spontanée de la tige pituitaire disparaît lorsque les afférences d'origine mammaire ou vaginale sont interrompues.

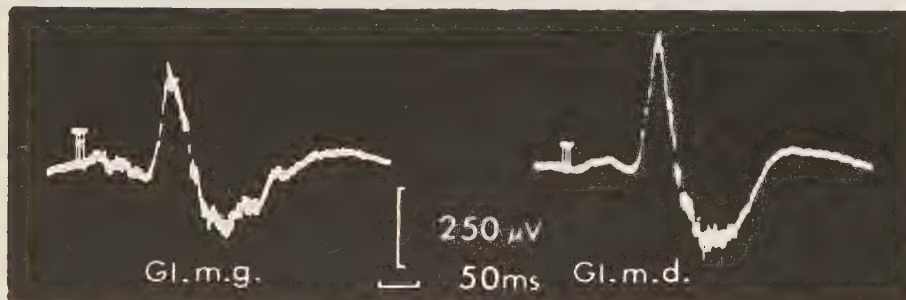
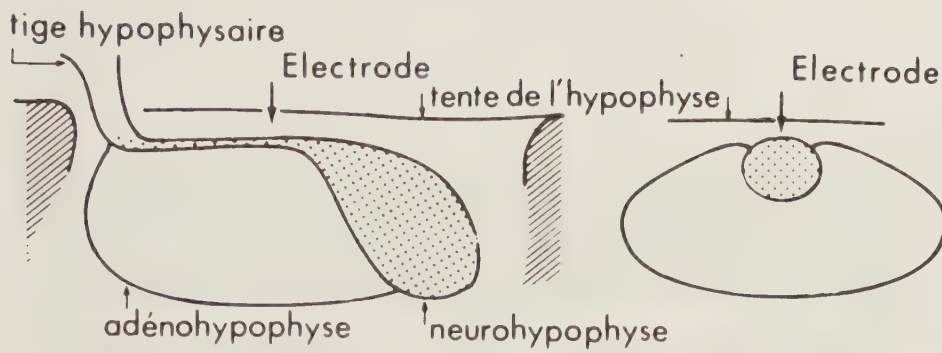


Fig. 41 - Exemples de réponses obtenues dans la partie distale de la tige hypophysaire.

L'amplitude des potentiels est nettement plus importante que sur les Fig. 39 et 40.

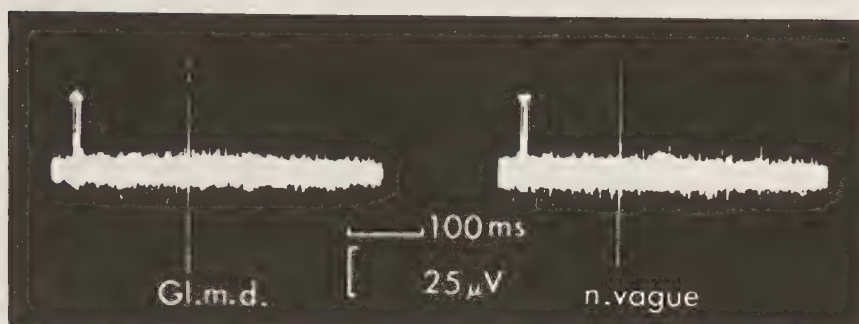


Fig. 42 - Réponses unitaires obtenues dans la tige hypophysaire après la stimulation du nerf inguinal de la glande mammaire droite et du nerf vague gauche. Un filtre passe-haut à 100 Hz est introduit dans le circuit d'enregistrement.

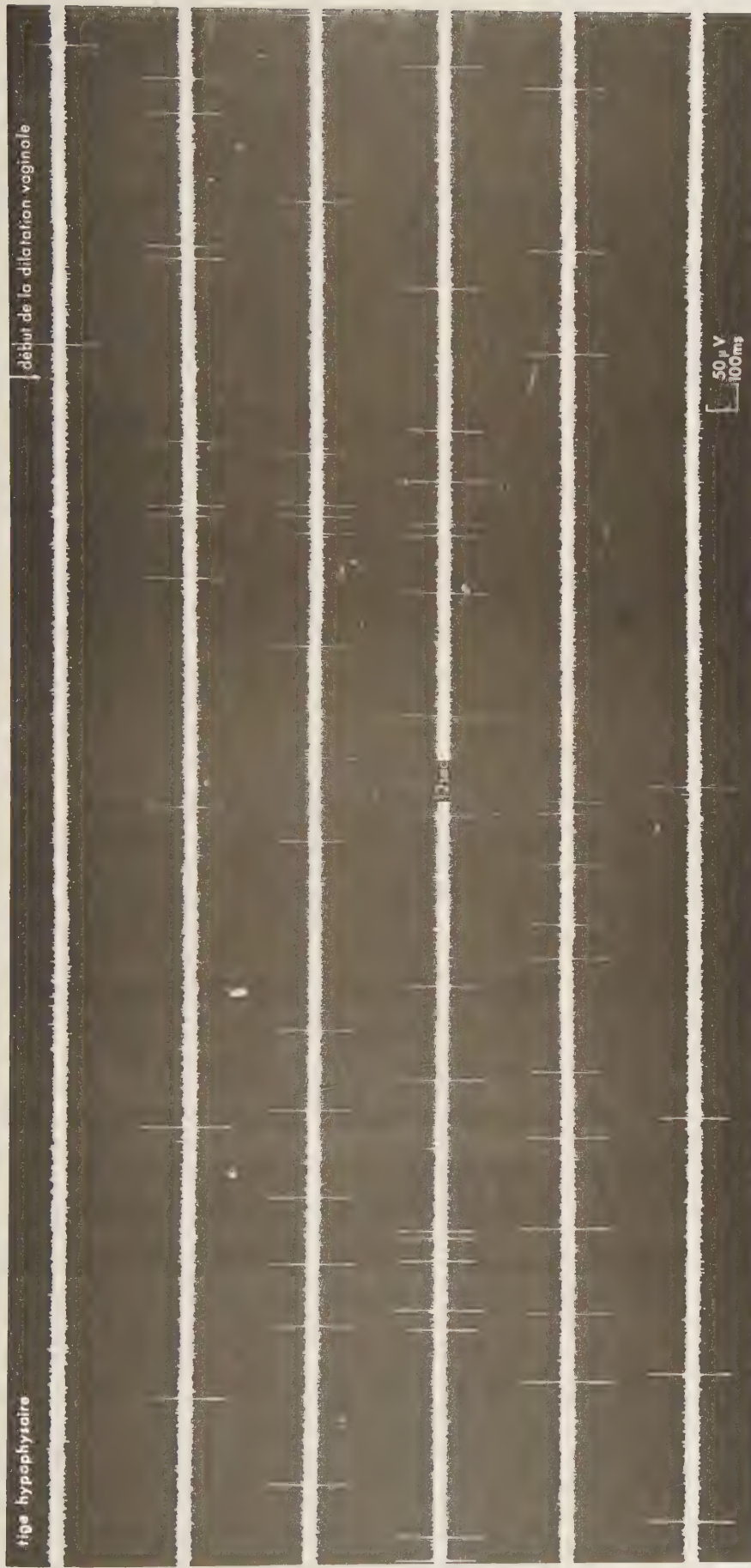


Fig. 43 - Activité unitaire enregistrée dans la tige hypophysaire pendant la dilatation vaginale.
On remarque l'absence d'activité spontanée et la faible fréquence pendant l'activation.

b) Les latences

Les latences très longues observées dans la tige hypophysaire pour les influx provenant des glandes mammaires, ne semblent pas d'origine périphérique et ne sont pas imputables à la nature des fibres qui innervent cet organe. En effet :

- Les fibres qui composent les nerfs mammaires sont comparables à celles de tout autre nerf sensitif. Chez la Vache les fibres de type $A\beta$ sont les plus nombreuses mais il en existe aussi de types $A\gamma$, $A\delta$ et C amyéliniques (NIGGLI-STOKAR, 1961). Les vitesses de conduction sont certes hétérogènes mais doivent être comparables à celles d'autres nerfs.

- Les potentiels évoqués au niveau du cortex ou du thalamus par des stimulations des nerfs mammaires ou d'autres nerfs, ont des latences comparables. Il en est de même avec les réponses obtenues par la stimulation des nerfs saphènes ou inguinaux au niveau de la tige pituitaire.

- La différence des latences des réponses aux stimulations vagues et inguinales (12 ms environ) montre que la vitesse de conduction dans les faisceaux médullaires avoisine 60 à 80 m/sec. pour les fibres d'origine mammaire. Ce chiffre, très approximatif compte tenu du peu de précision dans la mesure des longueurs, est comparable aux données classiques sur les vitesses de conduction dans la moelle épinière.

Nous verrons ultérieurement que la longue latence est d'origine centrale.

c) Le signe positif ou négatif des ondes lentes

Une autre caractéristique est l'apparente négativité enregistrée avec des électrodes bipolaires car dans les structures diencephaliques les potentiels évoqués commencent généralement par une onde positive.

Dans la partie proximale de la tige pituitaire l'explication se trouve vraisemblablement dans l'orientation de l'électrode par rapport à la structure enregistrée. En effet, pour obtenir de bons résultats il convient de descendre l'électrode entre les deux hémisphères après clampage du sinus inter-hémisphérique. La tige pituitaire est ainsi abordée médialement après passage dans le troisième ventricule. Le cône qui termine les électrodes bipolaires est alors parallèle aux axones du tractus hypothalamo-hypophysaire, et dans ce cas c'est vraisemblablement l'électrode indifférente qui enregistre le phénomène lent, qui apparaît alors comme étant négatif. Cette hypothèse trouve sa justification dans les résultats obtenus en implantant une électrode par approche paralaryngée dans la partie proximale de la tige pituitaire. Dans ce cas, en effet, l'onde lente est positive.

La faible activité de pointes et les potentiels biphasiques négatif-positif dans la partie distale de la tige pituitaire, sont dus également à ce que l'enregistrement est effectué avec l'électrode indifférente. En effet, nous supposons que le passage de l'électrode au travers de la tente de l'hypophyse provoque un enfoncement des structures qui remontent lorsque la tente est percée. La pénétration de l'électrode est alors trop importante, la focale se trouvant dans l'adénohypophyse. Ceci apparaît à l'histologie mais nous n'avons pas pu le vérifier par l'électrophysiologie.

2) INTERET DES POTENTIELS UNITAIRES ENREGISTRES DANS LA TIGE PITUITAIRE

Nous ne pouvons malheureusement pas tirer beaucoup d'enseignement d'ordre physiologique des enregistrements unitaires que nous avons effectués. A la difficulté de capter l'activité électrique de fibres dont le diamètre varie de 2 à 4 μ , s'ajoutent les mouvements de la tige pituitaire. La poursuite de cette étude nécessitera la mise en place d'une autre technique telle que l'emploi de microélectrodes flottantes par exemple.

Toutefois, fort peu d'auteurs ont réussi de tels enregistrements chez les Mammifères. SIGG et SHOPIRO (1961, chez le Chat), HARDY (1965 a,b , chez l'Homme), ont obtenu des potentiels dans la glande pituitaire proprement dite à l'aide d'électrodes bipolaires. KOIZUMI et ISHIKAWA (1964) puis ISHIKAWA et al. (1966), chez le Chat, ont travaillé avec des électrodes de 10μ et montré des potentiels unitaires dans la tige pituitaire après dilatation vaginale et étirement des trayons. Ceci confirme d'abord la similité existant entre les axones du système neurosécréteur et les autres axones du système nerveux central quant à leur aptitude à la conduction de l'influx nerveux. Ensuite nous voyons que les fibres hypothalamo-post-hypophysaires sont excitées par des stimulations qui provoquent généralement une décharge d'ocytocine.

3) SIGNIFICATION FONCTIONNELLE DES POTENTIELS RECUEILLIS DANS LA TIGE PITUITAIRE

Nous venons de voir que l'activité électrique de la tige pituitaire évoquée par la stimulation du vagin ou des glandes mammaires constitue un signal beaucoup plus sensible et reproductible que l'augmentation de la pression intramammaire. Cependant, si ce dernier critère est la manifestation d'une libération d'ocytocine, existe-t-il des faits expérimentaux qui montrent que les potentiels électriques des fibres hypothalamo-neurohypophysaires sont le prélude d'une décharge d'hormones, et réciproquement toute libération nécessite-t-elle une dépolarisation des axones du système neurosécrétoire ?

a) Les stimuli à l'origine d'une libération d'ocytocine provoquent une activité électrique dans le système neurosécrétoire

Nous avons rappelé dans le chapitre précédent que la libération d'hormones post-hypophysaires et notamment d'ocytocine n'est pas liée à des stimulations périphériques très spécifiques. De la même façon, les potentiels

évoqués dans le système neurosécrétoire ne sont pas spécifiques aux excitations mammaires et génitales comme le soulignent les résultats d'études sur l'activité des cellules des noyaux paraventriculaires (BROOKS et al., 1966, chez la Chatte), et supraoptiques (CROSS et GREEN, 1959, chez la Lapine ; BROOKS et al., 1962 ; SUDA et al., 1963 ; KOIZUMI et al., 1964, chez la Chatte).

Peu d'auteurs ont enregistré simultanément les activités électriques du système neurosécrétoire et la libération d'ocytocine après stimulation mammaire (BROOKS et al., 1966 et ISHIKAWA et al., 1966, chez la Chatte). Chez la Brebis, nous avons constaté que les potentiels évoqués par la dilatation vaginale ou des stimulations électriques des nerfs saphènes, pneumogastriques ou mammaires, sont comparables. Bien que la libération d'ocytocine décelée par l'augmentation de pression intramammaire n'apparaisse pas systématiquement, nos résultats joints à ceux des auteurs précédents permettent d'établir une corrélation entre les deux phénomènes. Ceci est confirmé par les résultats récents de DYBALL et KOIZUMI (1969) qui montrent que la quantité de vasopressine libérée est en rapport à la fois avec le nombre de cellules activées dans les noyaux supraoptiques et paraventriculaires et avec leur degré d'excitation.

b) La libération d'ocytocine nécessite une dépolarisation des terminaisons axonales de la neurohypophyse

Les études faites in vitro sur les mécanismes de libération du neurosécrétat s'accordent pour conclure à la nécessité d'une dépolarisation préalable des terminaisons axonales, dépolarisation effectuée par choc électrique ou excès de K^+ dans le milieu (HALLER et al., 1965 ; MIKITEN et DOUGLAS, 1965 ; DICKER, 1966 ; THORN, 1966 ; DANIEL et LEDERIS, 1967 ; GINSBURG, 1968). (Pour les publications antérieures voir DENAMUR, 1965). Comme pour la transmission synaptique, l'importance du Ca^{++} est également reconnue dans ce cas, mais son mode d'action ainsi que le rôle de l'ATP sont discutés (HALLER et al., 1965 ; DOUGLAS et al., 1965 ; MIKITEN et DOUGLAS, 1965 ;

DICKER, 1966 ; GINSBURG et al., 1966 ; THORN, 1966 ; DANIEL et LEDERIS, 1967 ; GINSBURG, 1968 ; POISNER et DOUGLAS, 1968 a ; SIMPSON, 1968).

In vivo, cette dépolarisation nécessaire est réalisée par l'arrivée des influx.

Ceux-ci pourraient provoquer d'abord une libération de l'ATP (ABOOD et al., 1962 ; KUPERMAN et al., 1964), puis de l'hormone (POISNER et DOUGLAS, 1968 b). Toutefois si toute décharge d'ocytocine semble nécessiter une dépolarisation, nous manquons de données pour affirmer que toute dépolarisation est suffisante pour provoquer une décharge.

Un certain nombre d'arguments expérimentaux sont donc en faveur d'une relation entre les influx enregistrés dans la tige hypophysaire après stimulation électrique des nerfs mammaires et la libération d'ocytocine. Une réponse définitive ne pourrait cependant être apportée que par la mesure de l'ocytocinémie.

CONCLUSIONS

Les potentiels évoqués dans la tige pituitaire par les stimulations mammaires ou vaginales constituent des signaux sensibles qu'il est relativement aisé d'enregistrer. Ils peuvent donc servir à l'étude des voies d'origine mammaire ou vaginale afférentes à la tige pituitaire. Cette activité électrique constituant très vraisemblablement un prélude à la libération des hormones post-hypophysaires, la voie nerveuse ainsi tracée est certainement assimilable à l'arc nerveux ascendant du réflexe d'éjection du lait. Cependant, étant donné l'absence de preuves directes d'une liaison entre la dépolarisation des fibres neurosécrétrices et la décharge hormonale, simultanément à l'activité électrique dans la tige pituitaire nous enregistrons la pression intramammaire pendant les dilatations

vaginales. Une évolution parallèle des deux signaux constituerait un argument supplémentaire en faveur de l'identité anatomique de la voie afférente à la tige pituitaire et de la voie du réflexe d'éjection du lait.

CHAPITRE II

LES VOIES D'ORIGINES MAMMAIRE ET VAGINALE AFFERENTES A LA TIGE PITUITAIRE

Ainsi que nous venons de le définir, l'activité électrique de la tige pituitaire et l'augmentation de la pression intramammaire évoquées par la stimulation électrique des nerfs inguinaux et la dilatation vaginale, sont enregistrées simultanément. Les modifications de ces signaux après des lésions ou des stimulations de différentes structures, peuvent nous amener à tracer le trajet des fibres afférentes au tractus hypothalamo-post-hypophysaire.

Les expériences décrites ci-dessous vont permettre de localiser les voies aux différents étages du système nerveux central.

I - NIVEAU SPINAL

1) LES VOIES SONT BILATERALES MAIS SURTOUT CONTRA-LATERALES

L'hémi-section médullaire pratiquée au niveau du 10^e segment thoracique affecte essentiellement les réponses à la stimulation du nerf inguinal contralatéral à la lésion (Fig. 44). Cependant, celles-ci ne disparaissent pas totalement et un faible contingent de fibres ne croisent pas dans la moelle épinière.

2) LES FAISCEAUX DORSAUX NE SONT PAS NECESSAIRES A LA TRANSMISSION DES INFLUX VERS LA TIGE PITUITAIRE

Les voies médullaires ipsilatérales n'empruntent pas les colonnes dorsales. En effet (Fig. 45) après la section du système lemniscal médullaire au

niveau de la 10^e vertèbre thoracique il n'y a plus de réponses évoquées dans les VPL par la stimulation des nerfs inguinaux, mais les potentiels recueillis dans la tige pituitaire ne sont pas affectés. Par contre (Fig. 46), si les faisceaux dorsaux restent seuls intacts et fonctionnels, les potentiels dans le VPL restent inchangés et ceux de la tige pituitaire disparaissent totalement.

Signalons en outre que l'augmentation de la pression intramammaire provoquée par la dilatation vaginale est supprimée en même temps que les réponses évoquées dans la tige pituitaire, et se maintient normalement après la destruction des faisceaux dorsaux. Dans ces derniers nous incluons le faisceau spino-cervico-thalamique qui constitue chez le Mouton une partie importante des afférences lemniscales (voir 1^{ère} Partie, Chapitre IV).

3) LES VOIES SONT LOCALISEES DE FACON DIFFUSE DANS LES PARTIES LATERALES ET VENTRALES DE LA MOELLE EPINIERE

La figure 47 montre que l'activité électrique diminue après la section des régions ventrales de la moelle épinière, mais que l'intégrité d'une petite zone latéro-dorsale suffit à maintenir une faible réponse à la stimulation des nerfs inguinaux contralatéraux. L'opération inverse dans laquelle seule la partie ventrale de la moelle épinière reste intacte donne un résultat identique.

I II - NIVEAU MESENCEPHALIQUE

1) LE SYSTEME LEMNISCAL NE SEMBLE PAS INTERVENIR

Nous avons confirmé au niveau mésencéphalique les résultats obtenus après la section du système lemniscal médullaire. La stimulation du lemnisque médian (par technique bipolaire ou monopolaire avec des salves de 3 à 5 chocs de 1 à 8 V ; 0,2 ms ; 300 Hz) n'engendre aucun potentiel dans la

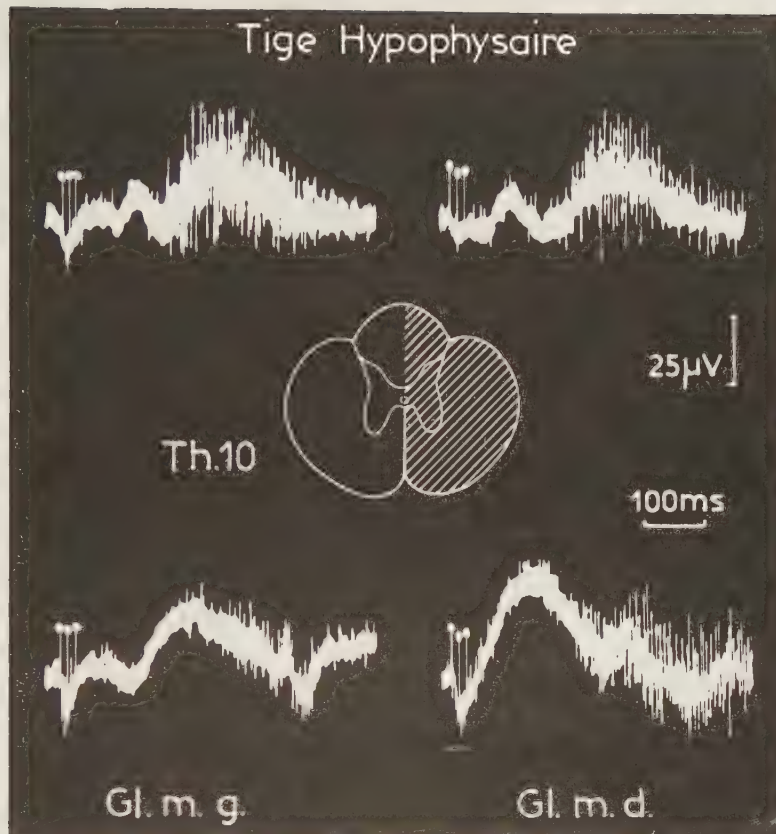


Fig. 44 - Mise en évidence de l'existence de fibres essentiellement croisées et d'un faible contingent non croisé au niveau de la 10e vertèbre thoracique (Th 10).

Ligne supérieure : Réponses témoins avant l'hémi-section.

Ligne inférieure : Réponses après avoir effectué la lésion indiquée par les hachures.

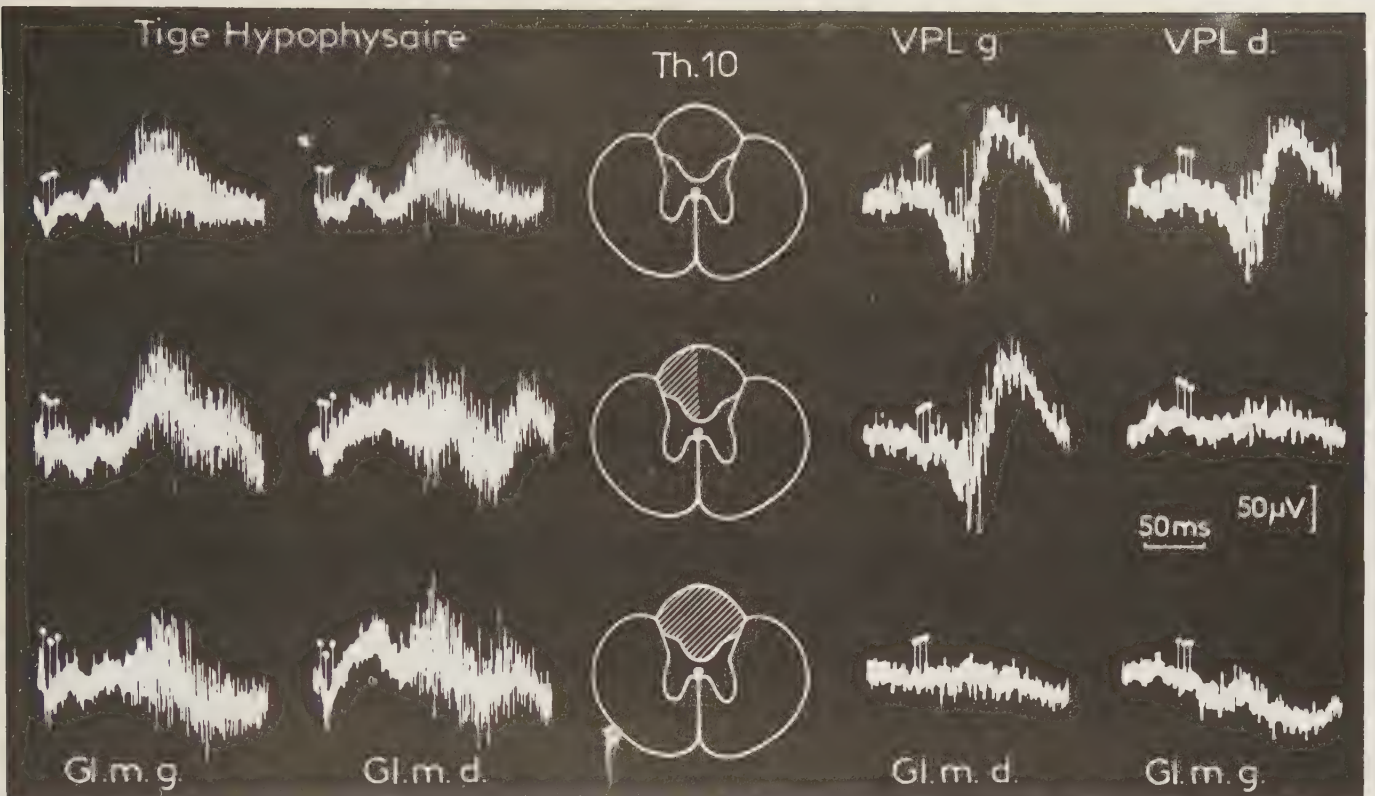


Fig. 45 - Les faisceaux dorsaux médullaires ne semblent pas indispensables à la conduction des influx vers la tige hypophysaire.

A gauche : Réponses enregistrées dans la tige hypophysaire.

A droite : Potentiels évoqués dans les relais primaires somatiques.

Ligne supérieure : Réponses témoins avant la lésion.

Ligne médiane : Disparition de la réponse du VPLd après section du faisceau dorsal gauche.

Ligne inférieure : Toute activité évoquée dans les VPL est bloquée par la section bilatérale des faisceaux dorsaux. Les réponses de la tige hypophysaire ne sont pas modifiées.

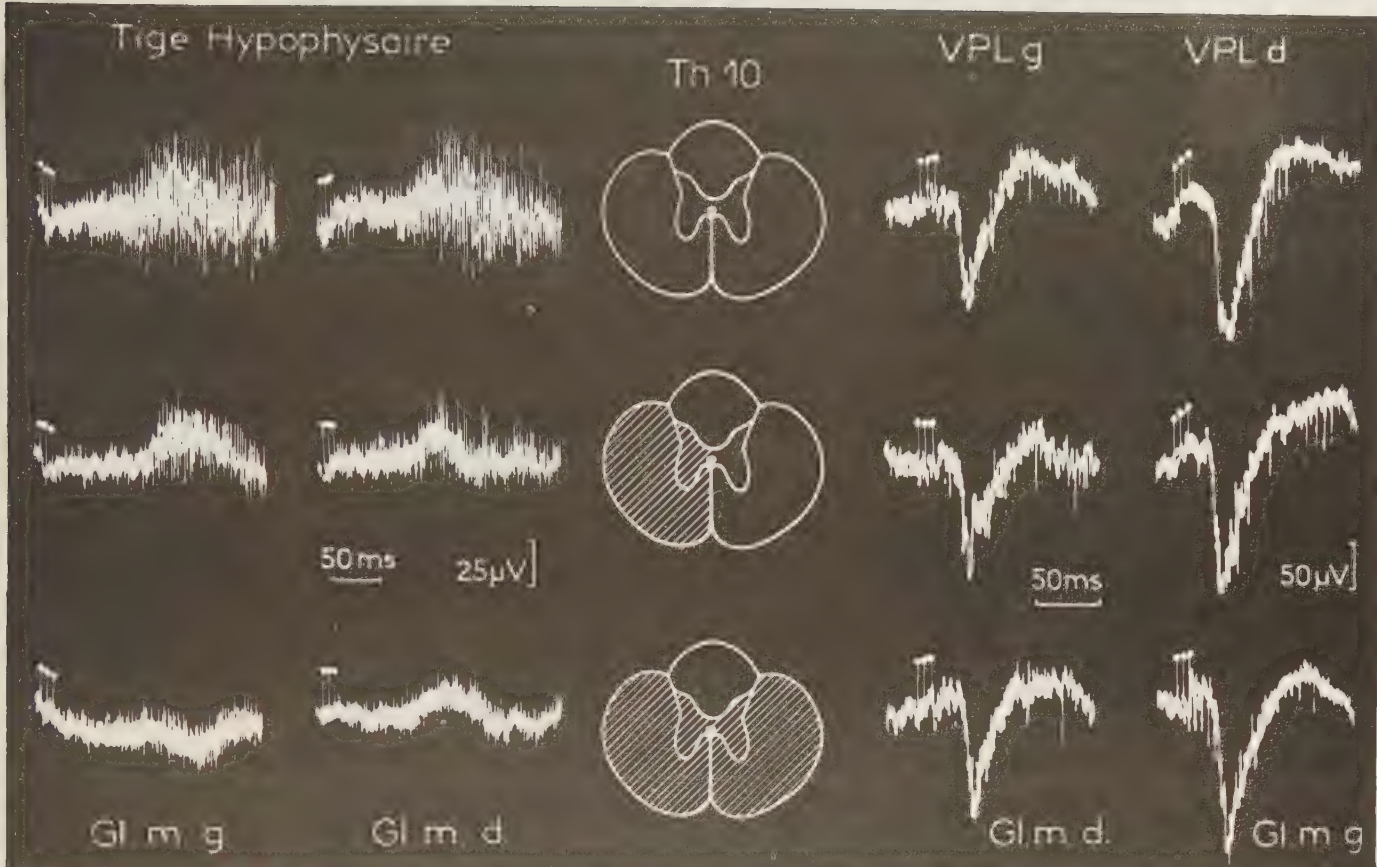


Fig. 46 - La destruction des parties latérales et ventrales de la moelle épinière entraîne la disparition des réponses évoquées dans la tige hypophysaire par la stimulation des nerfs mammaires.

L'intégrité fonctionnelle des faisceaux dorsaux est mise en évidence par les enregistrements dans les noyaux somatiques primaires du thalamus.

La disposition de la figure et les abréviations sont identiques à celles de la Fig. 45.

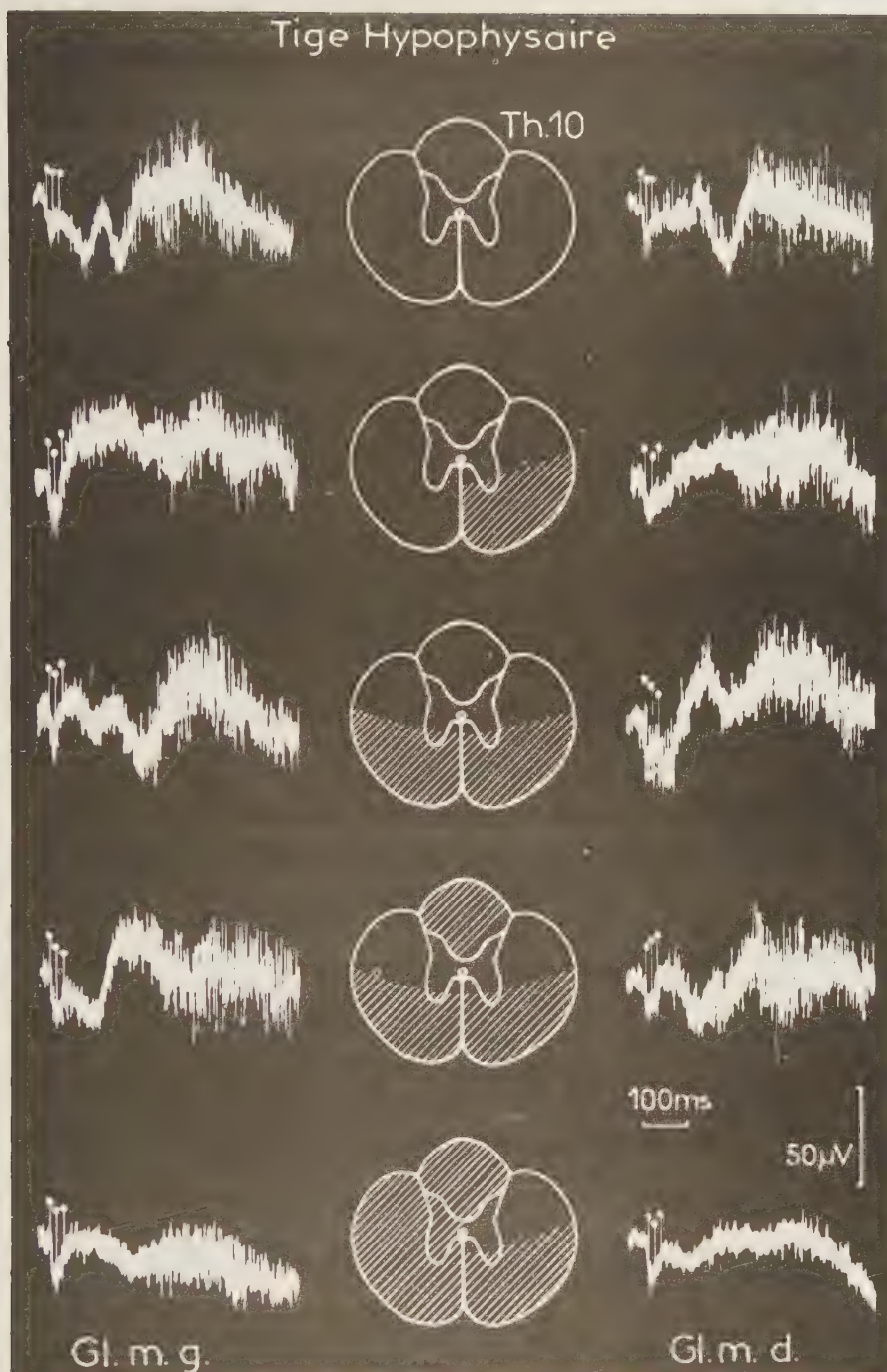


Fig. 47 - Essai de localisation des voies dans les parties latérales et ventrales de la moelle épinière.

Ligne supérieure : Réponses témoins avant la lésion.

Lignes suivantes : Evolution des réponses après des sections correspondant aux aires hachurées sur les schémas. Les fibres sont très diffuses (voir texte).

tige pituitaire. La destruction de ce faisceau ne fait pas disparaître les réponses d'origine mammaire.

2) ROLE DE LA FORMATION RETICULEE MESENCEPHALIQUE

a) Stimulation du mésencéphale

Afin de préciser les structures du mésencéphale qui servent de relais ou de passage aux influx qui vont vers les noyaux neurosécréteurs, nous avons effectué une recherche systématique des points du mésencéphale dont la stimulation entraîne une activité électrique dans la tige pituitaire. Les électrodes sont descendues les unes après les autres, espacées de 2 mm dans un même plan frontal sur toute la largeur du mésencéphale puis dans des plans frontaux également espacés de 2 mm d'arrière en avant. Des stimulations bipolaires et monopolaires sont appliquées aux structures tous les 0,5 mm le long de la trace de l'électrode. Des stimulations bipolaires en salves longues (7 à 8 chocs de 0,2 ms à une fréquence de 300 Hz et ayant au minimum 8 V) dans divers points de la formation réticulée mésencéphalique (FRM), et dans le noyau gris central périaqueducal, sont parfois suivies de réponses évoquées dans la tige pituitaire. Celles-ci sont à très longue latence (90 ms), et de faible amplitude (inférieure à $25 \mu\text{V}$). De plus elles sont très inconstantes et ne sont pas reproductibles pour un même animal.

Par contre des stimulations monopolaires avec des paramètres moins élevés (3 chocs ; 0,2 ms ; 500 Hz ; 4 V) donnent des réponses parfaitement stables, de même latence mais d'amplitude supérieure ($40 \mu\text{V}$). La zone dont la stimulation entraîne de façon constante un potentiel évoqué dans la tige pituitaire est schématisée sur la figure 48. Celle-ci correspond sensiblement aux limites de la FRM et du noyau gris central.

La nature de la stimulation montre qu'il est nécessaire d'avoir un recrutement très important. Toutefois, les latences (90 ms) sont parfaitement

compatibles avec celles observées entre la glande mammaire et la formation réticulée (35-40 ms), la glande mammaire et la tige pituitaire (120-150 ms).

b) Effets des lésions

La coagulation H.F. du noyau gris central ne bloque pas le passage des influx de la glande mammaire vers le tractus hypothalamo-post-hypophysaire (Fig. 49).

La destruction de la formation réticulée doit être totale pour bloquer les influx. Ainsi des lésions partielles et progressives dans différentes régions (latérales, médianes, postérieures et antérieures) affectent peu l'amplitude des réponses évoquées dans la tige pituitaire, alors que leur disparition n'est consécutive qu'à une exérèse de la FRM sur toute sa largeur. Une coagulation unilatérale diminue l'amplitude des réponses à la stimulation des glandes mammaires droite et gauche de façon comparable. Elles ne disparaissent qu'après une lésion bilatérale (Fig. 49). Ceci confirme la non participation du système lemniscal dont l'effet serait strictement contralatéral. Des coagulations symétriques successives (Fig. 50) amènent à une conclusion identique.

Signalons enfin que les résultats sont les mêmes pour un stimulus d'origine vaginale ou mammaire.

I III - NIVEAU DIENCEPHALIQUE I

I) LE ROLE DU THALAMUS SEMBLE MINEUR

a) Stimulation du thalamus

Nous avons pratiqué une exploration complète du thalamus en stimulant l'ensemble des structures point par point, de la même façon qu'au niveau mésencéphalique.

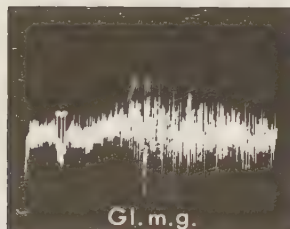
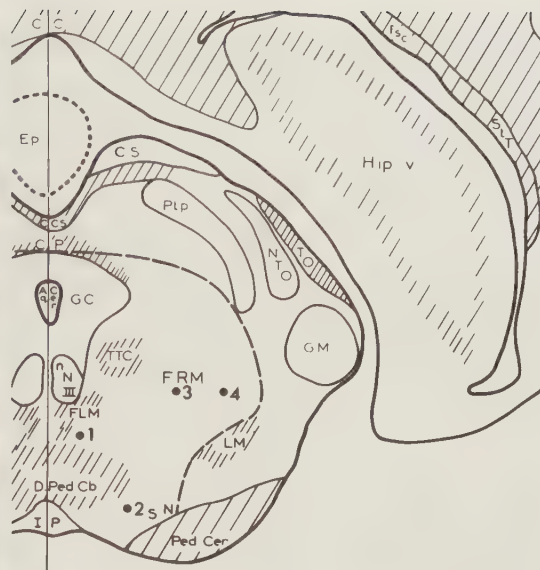
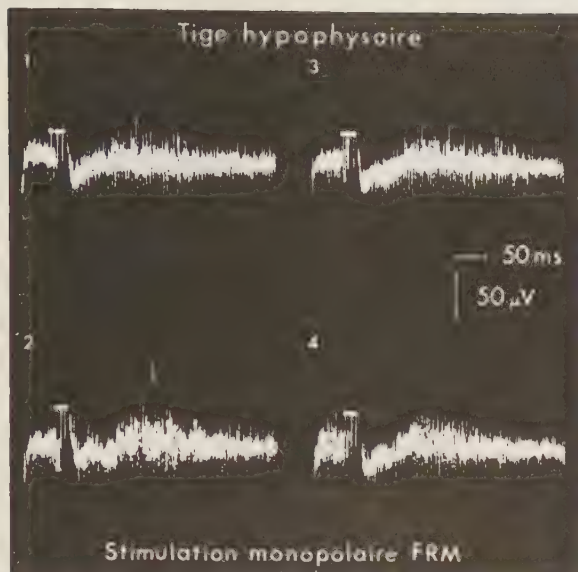


Fig. 48 - Potentiels évoqués dans la tige hypophysaire par la stimulation monopolaire du mésencéphale.

La ligne pointillée limite l'aire à l'intérieur de laquelle de telles stimulations sont efficaces.

La plus grande amplitude des réponses évoquées par la stimulation des nerfs mammaires (photos du bas), signifie qu'au niveau mésencéphalique il n'y a qu'une partie des afférences à la tige hypophysaire qui est excitée. Les fibres y sont vraisemblablement diffuses (voir texte).

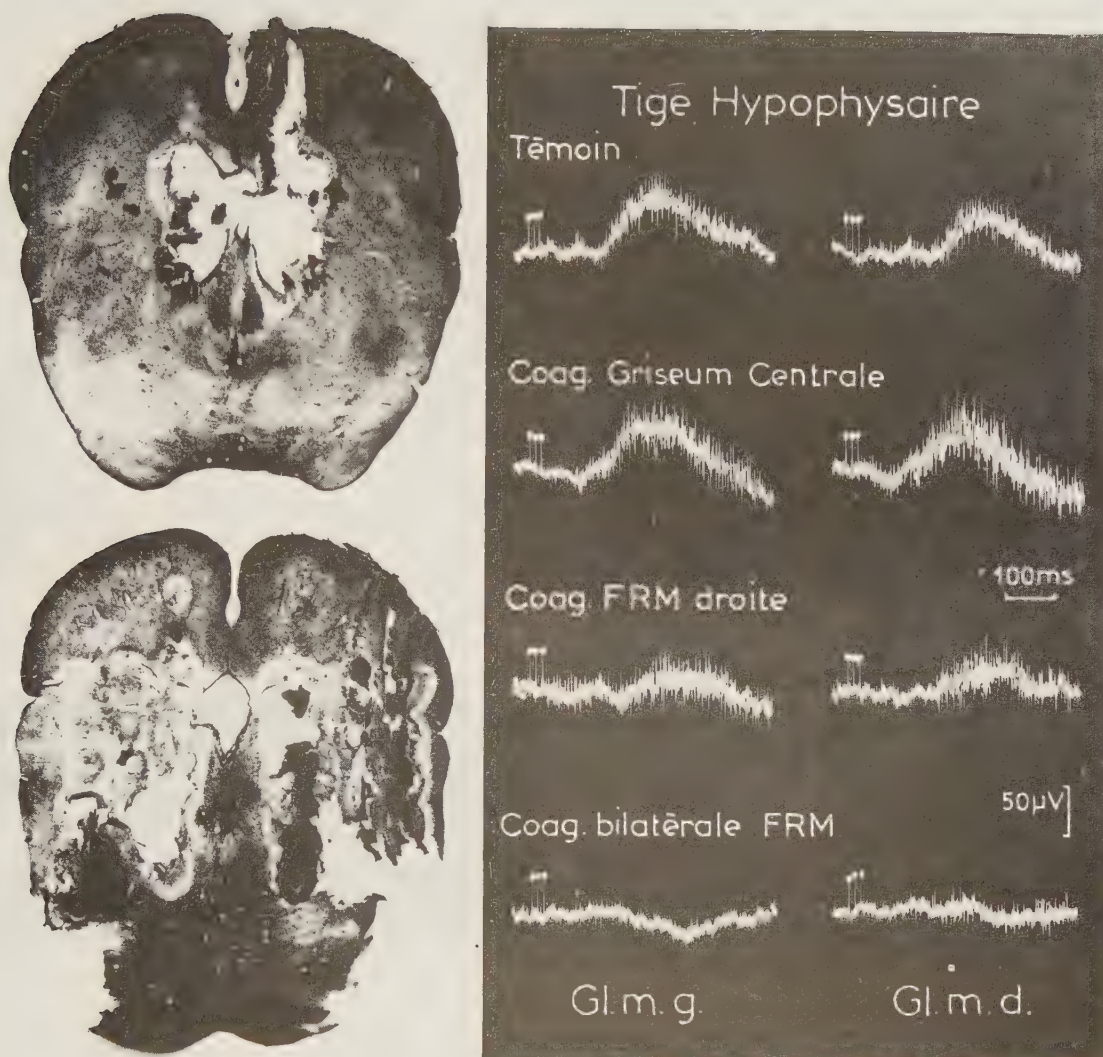


Fig. 49 - La coagulation du noyau gris central est sans effet sur les réponses évoquées dans la tige hypophysaire par la stimulation des nerfs mammaires.

Pour être efficace, la lésion de la FRM doit être bilatérale et très étendue.

Tige hypophysaire

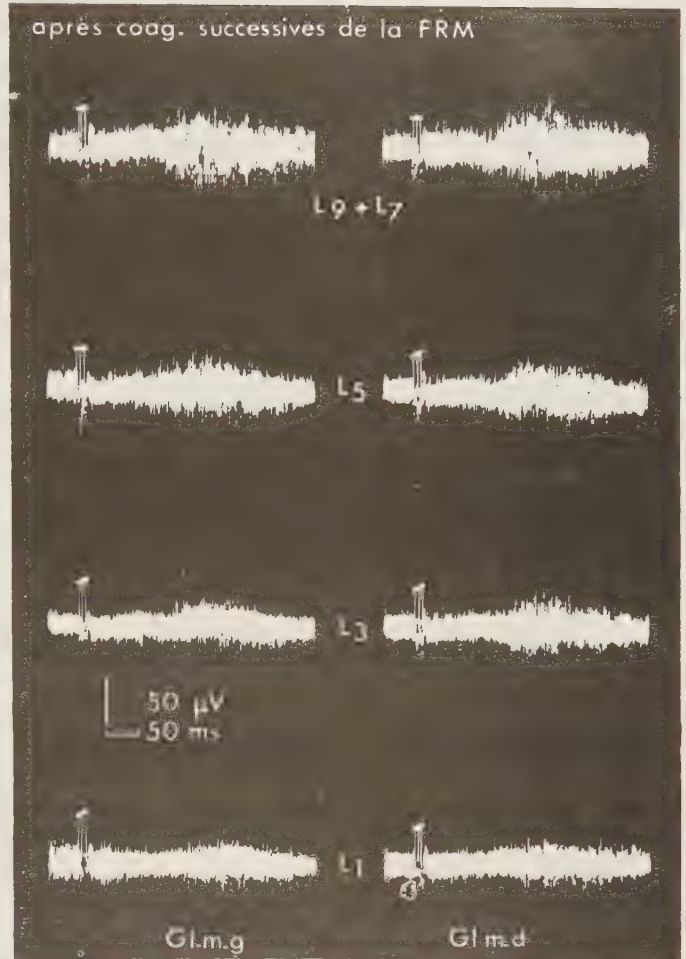
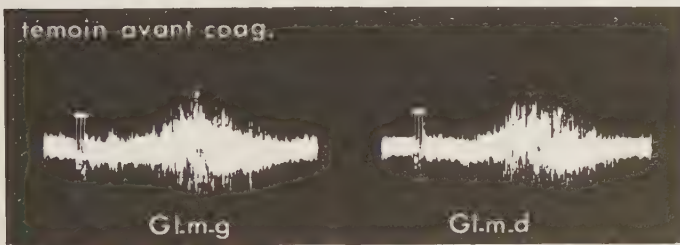
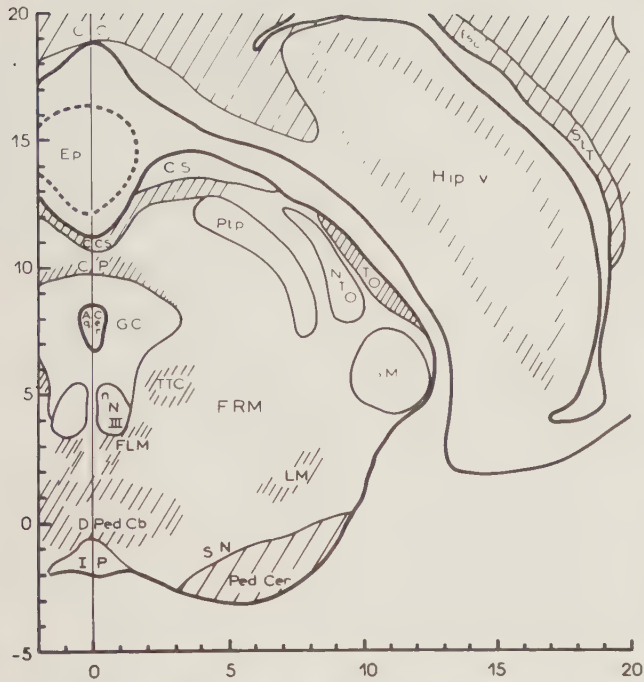


Fig. 50 - Des lésions bilatérales du mésencéphale, effectuées de proche en proche à des latéralités symétriques, diminuent progressivement les réponses évoquées dans la tige hypophysaire par la stimulation des nerfs mammaires.

L'activité électrique (filtrée à 60 Hz pour ces tracés) ne disparaît qu'après la destruction totale.

L'activité électrique de la tige pituitaire enregistrée simultanément n'a jamais été modifiée par les stimulations thalamiques quelle qu'en soit la nature

b) Effet des lésions

La figure 51 montre l'effet produit par une destruction totale du thalamus. On constate une légère diminution de l'amplitude des réponses de la tige pituitaire aux stimulations mammaires.

Comme pour la stimulation, l'électrode de coagulation est descendue tous les 2 mm sur un même plan frontal de 1 mm à 13 mm de part et d'autre de la ligne médiane. La diminution des réponses apparaît généralement après destruction d'une zone située à la latéralité 5 ou 7 mm, que la coagulation ait été commencée par la partie latérale ou la partie médiane du thalamus. Cet effet n'est pas spécifique car en ne détruisant que cette zone nous n'avons rien constaté. La diminution des potentiels évoqués dans la tige pituitaire n'apparaît qu'après une extension (latérale ou médiane) de la lésion.

L'effet de la destruction du thalamus sur les influx afférents à la tige hypophysaire est donc vraisemblablement indirect (oedème), d'autant qu'une dilatation vaginale provoque toujours une augmentation de la pression intramammaire, donc une libération d'ocytocine (Fig 52). Ainsi, le message nerveux responsable de cette décharge hormonale emprunte essentiellement une voie extra-thalamique.

2) IMPORTANCE DE LA ZONE SUBTHALAMIQUE ET PERIMAMILLAIRE

Sous cette appellation assez imprécise nous considérons toute la zone située ventralement par rapport au thalamus, et qui comprend les structures suivantes : la zone incertaine, le noyau subthalamique, les champs de Forel, l'aire hypothalamique postérieure, l'aire dorso-caudale, les corps mamillaires et la partie rostrale du noyau gris central.

a) Stimulation

Une exploration systématique conduite de la même façon qu'au niveau mésencéphalique a permis de délimiter une zone dont la stimulation évoque dans la tige pituitaire un potentiel comparable à celui qui est obtenu par l'application d'une salve sur les nerfs mammaires.

Il faut cependant remarquer que ces réponses n'apparaissent qu'avec des stimulations monopolaires. La figure 53 souligne l'inefficacité d'une stimulation bipolaire. Sur la même figure, nous voyons que l'amplitude est légèrement plus faible qu'après une stimulation des nerfs mammaires. Les latences sont d'environ 60 ms.

Les figures 54 et 55 permettent de situer les zones que nous avons délimitées. Dans un plan situé juste en arrière des corps mamillaires (plan A21 de l'atlas stéréotaxique), cette aire est placée dorsalement au pédoncule cérébral et recouvre l'extrémité médiale de la zone incertaine et l'extrémité latérale des champs de Forel.

Par contre plus en avant, à la limite antérieure des corps mamillaires, là où débute l'aire hypothalamique latérale (plans A24 ou A25 de l'atlas stéréotaxique), toute stimulation devient inefficace (Fig. 56).

L'utilisation de la technique du double choc n'a pas permis de mettre en évidence des phénomènes d'occlusion ou de facilitation.

Signalons enfin que les potentiels évoqués dans cette région par des stimulations périphériques (cf. Ière Partie, Chapitre III) ont des latences généralement plus courtes que celles observées dans la formation réticulée mésencéphalique. Ainsi, contrairement à ce que nous avons observé pour la FRM, le temps du trajet des influx entre la glande mammaire et la tige pituitaire (120 à 150 ms) ne correspond pas à la somme des temps entre la glande mammaire et

Tige hypophysaire

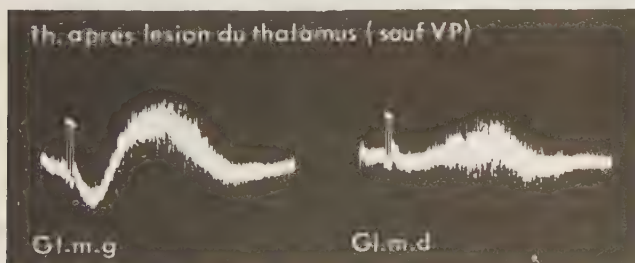
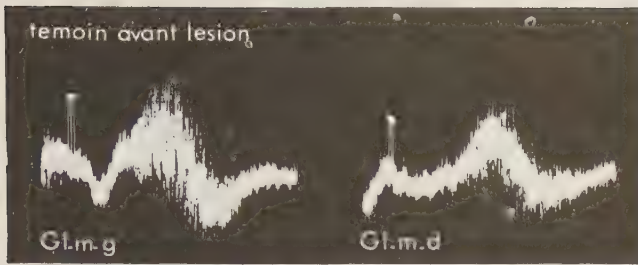


Fig. 51 - Une lésion importante du thalamus ne fait pas disparaître les réponses évoquées dans la tige hypophysaire par la stimulation des nerfs mammaires.

A droite : Evolution des réponses après des lésions effectuées de proche en proche à partir de la latéralité L3.

La destruction supplémentaire du VP ne modifie pas les résultats.

Avant destruction du thalamus.



Après destruction du thalamus

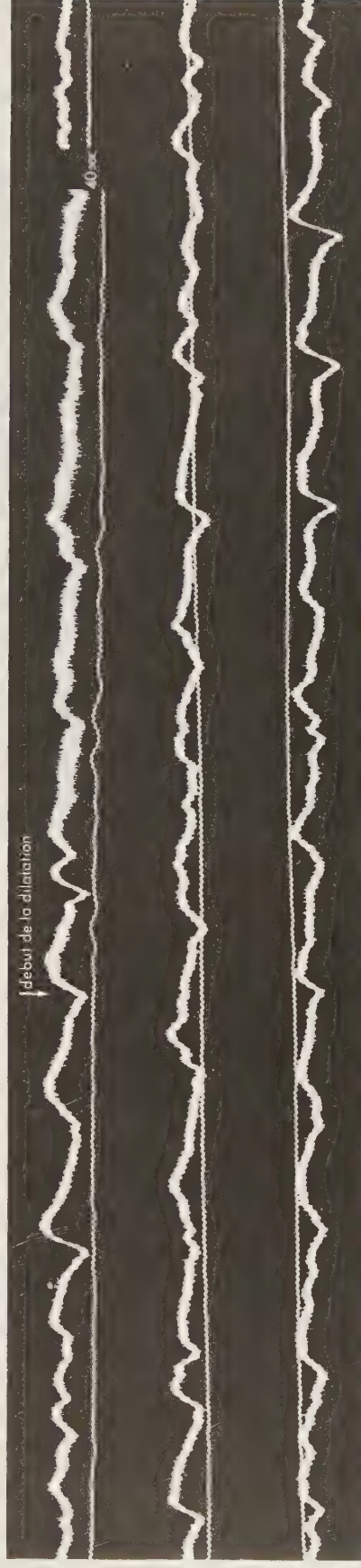


Fig. 52 - La destruction thalamique représentée sur la Fig. 51 ne bloque ni l'activité de la tige hypophysaire (ligne supérieure), ni l'augmentation de la pression intramammaire (PIM) (ligne inférieure), évoquées par la dilatation vaginale.

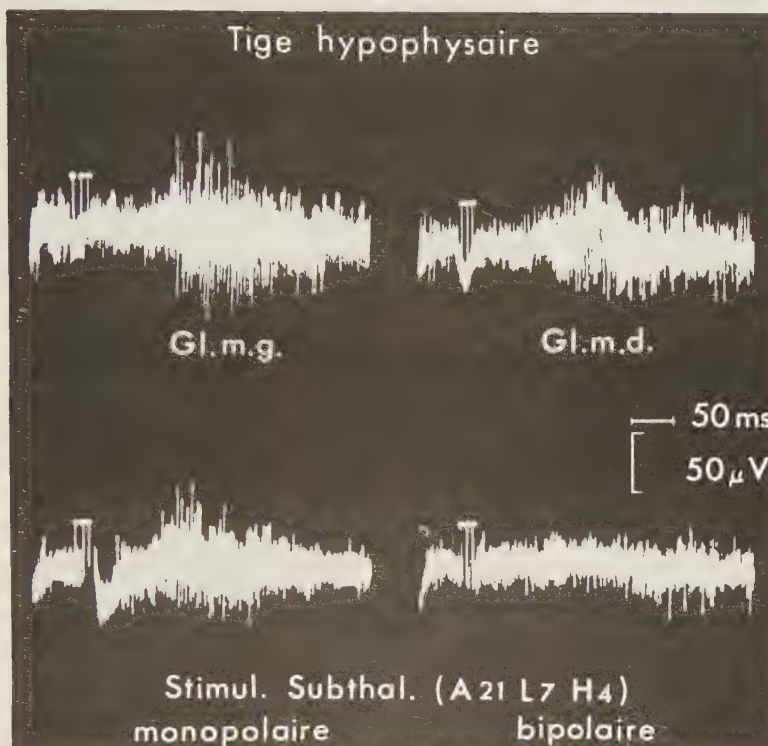


Fig. 53 - Effets comparés de la stimulation des nerfs mammaires et de la stimulation monopolaire et bipolaire en un même point du subthalamus.

Tige hypophysaire.



Stimulation monopolaire de la région subthalamique (A.21)

Fig. 54 - Réponses obtenues dans la tige hypophysaire par la stimulation monopolaire point par point de l'aire subthalamique caudale.

Les coordonnées sont celles de l'atlas stéréotaxique (voir Fig. 10).

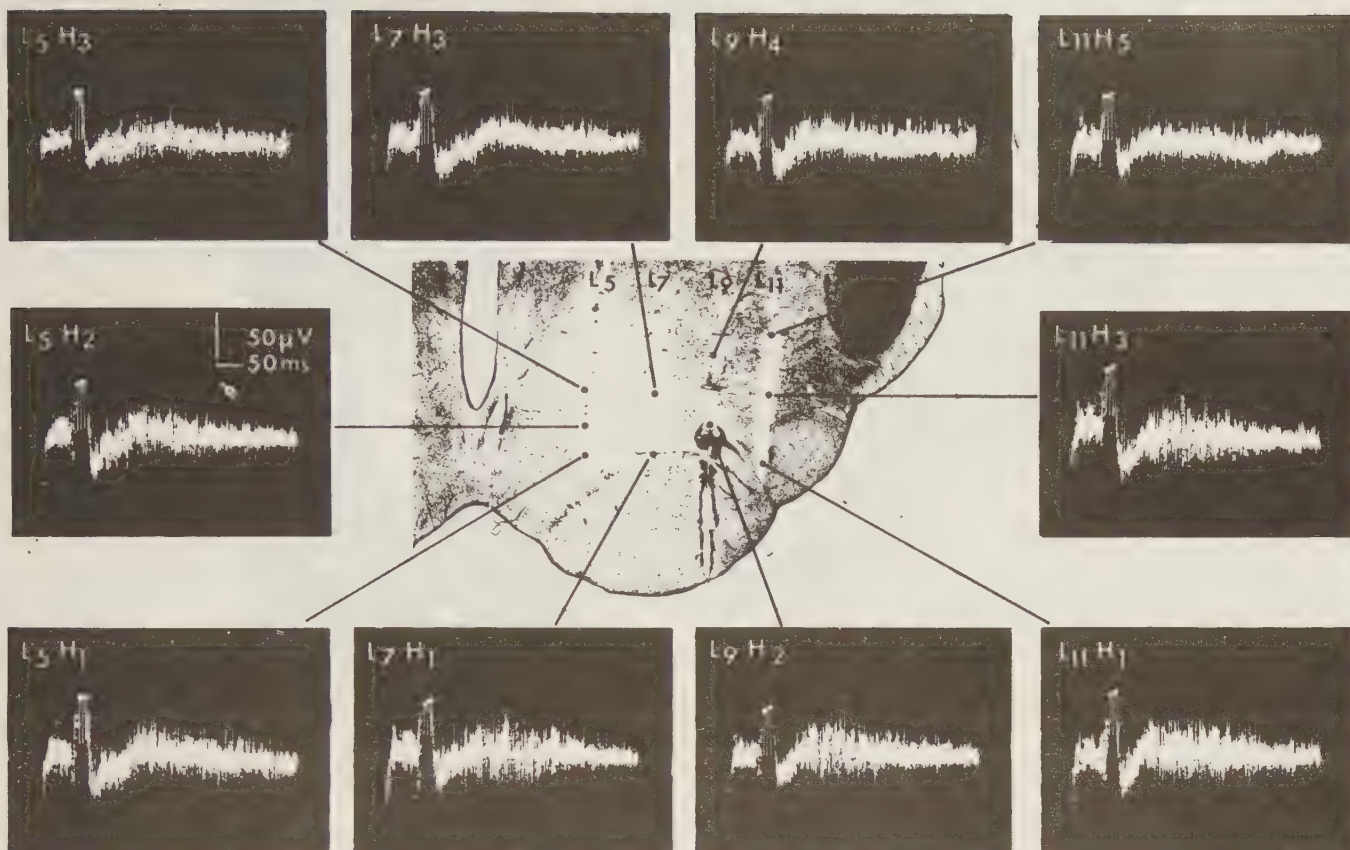


Fig. 55 - Localisation dans l'aire subthalamique caudale des points dont la stimulation monopolaire est susceptible d'entraîner un potentiel dans la tige hypophysaire.



Fig. 56 - La stimulation monopolaire point par point du subthalamus antérieur n'évoque pas de potentiels électriques dans la tige hypophysaire, contrairement à ce que montrent les Fig. 54 et 55 pour le subthalamus caudal. La coupe représentée ci-dessus se trouve à la limite antérieure des corps mamillaires. Les stimulations appliquées le long des traces d'électrodes qui y figurent n'ont fourni aucun résultat. Il est intéressant de comparer avec la Fig. 55. (Coloration à la thionine 1°/..).

la zone incertaine (30-35 ms), la zone incertaine et la tige pituitaire (60 ms). L'activité précoce évoquée dans la zone incertaine est donc indépendante de celle de la tige pituitaire.

b) Effet des lésions

Au niveau du plan frontal situé en arrière des corps mamillaires une lésion de l'aire subthalamique médiane jusqu'à la latéralité 4 est sans effet sur les réponses évoquées dans la tige pituitaire par la stimulation des nerfs mammaires. Si la coagulation s'étend jusqu'aux latéralités 6 et 8, les réponses disparaissent (Fig. 57). Comme nous l'avons observé avec les stimulations, l'aire subthalamique caudale traversée par les voies afférentes à la tige pituitaire se situe à la limite des champs de Forel et de la zone incertaine. Ceci est confirmé par une lésion limitée à cette aire (Fig. 58). Il est toutefois nécessaire que le subthalamus soit détruit sur toute sa hauteur, entre le pédoncule cérébral et le thalamus (Fig. 59).

Dans la partie rostrale (plan A24), il faut détruire pratiquement toute la zone subthalamique et périramillaire pour avoir un résultat similaire. En outre dans ce cas, l'effet des lésions est assez progressif, l'amplitude des potentiels obtenus dans la tige pituitaire par des stimulations mammaires diminuant au fur et à mesure des destructions, que celles-ci aient débuté médialement (corps mamillaires et zone supramamillaire) ou latéralement (zone incertaine).

Toutefois, après destruction totale de la zone subthalamique et périramillaire, dans la partie rostrale, des stimulations mammaires ou vaginales continuent dans certains cas d'évoquer une petite activité dans la tige pituitaire, activité souvent très faible mais réelle. Parfois il peut encore y avoir une augmentation de la pression intramammaire, mais l'amplitude est nettement réduite, alors que des doses identiques d'ocytocine injectées dans la veine jugulaire produisent les mêmes effets. Ces activités résiduelles disparaissent après

une lésion thalamique supplémentaire comprenant le noyau ventral latéral, la lame médullaire externe et une partie du noyau réticulé du thalamus (Fig. 60 et 61). Toutefois, étant donné la taille importante de la lésion ainsi provoquée (zone subthalamique plus thalamus latéral), il n'est pas certain que l'effet soit très spécifique, une telle lésion étant souvent accompagnée d'un oedème important.

Il est donc possible que quelques fibres, vraisemblablement en nombre très restreint, empruntent une voie thalamique.

IV - DISCUSSION

Nous ne pourrions aborder l'aspect neuro-endocrinien et nous situer dans le contexte bibliographique du réflexe d'éjection du lait qu'après avoir exposé les résultats fournis par les expériences de lésion du système nerveux central sur des brebis destinées à la traite mécanique.

Dans cette discussion nous envisageons la voie afférente à la tige pituitaire que nous venons de tracer uniquement sous un angle neuro-anatomique et neuro-physiologique.

I) LA VOIE SPINO-RETICULAIRE

Les faisceaux dorsaux de la moelle ne semblent pas constituer la voie nerveuse conduisant les influx afférents à la tige pituitaire après stimulation électrique des nerfs mammaires ou dilatation vaginale. Ceci est confirmé par des lésions du système lemniscal mésencéphalique ou de son noyau afférent thalamique (VPL) qui sont sans effet sur les potentiels évoqués dans le tractus hypothalamo-post-hypophysaire.

Tige hypophysaire (avec filtre 60 Hz)
coagulation du subthalamus caudal

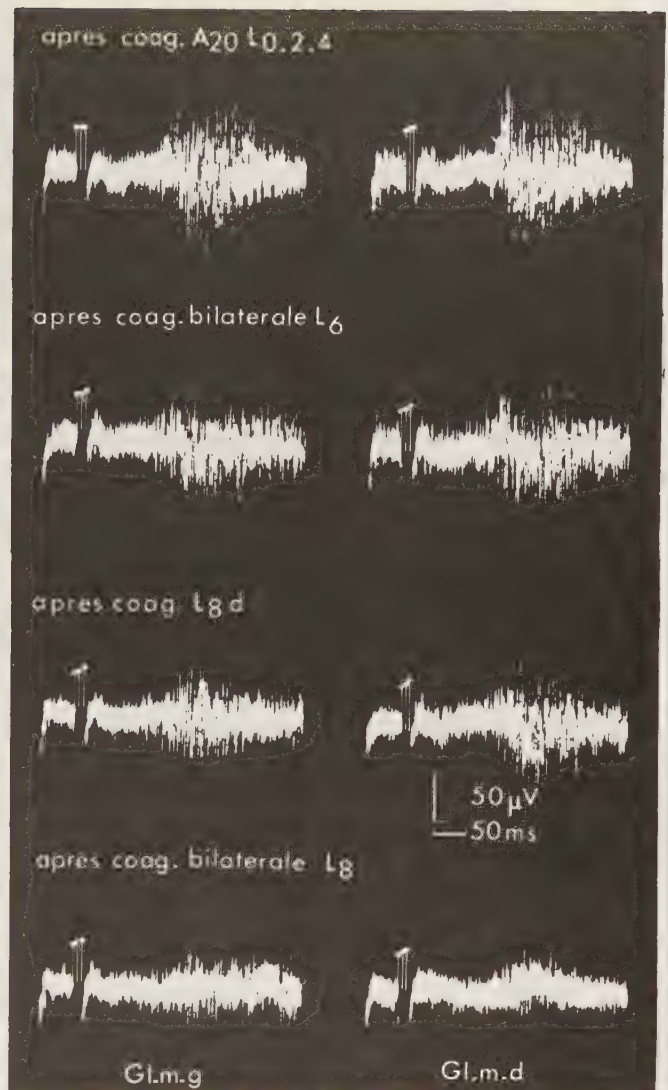
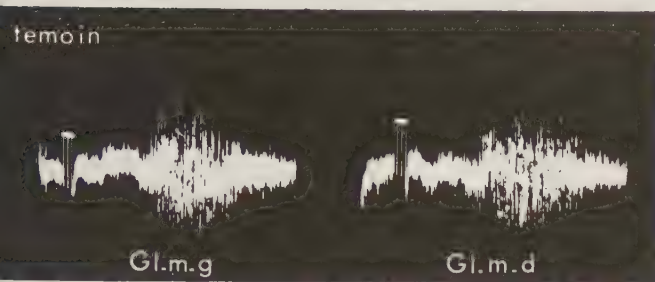


Fig. 57 - Evolution des potentiels évoqués dans la tige hypophysaire par la stimulation des nerfs mammaires après différentes lésions du subthalamus.

La ligne supérieure (en haut à droite) montre que la destruction du subthalamus médian (latéralités 0, 2 et 4 mm) n'a pas d'effet.

Au contraire une coagulation bilatérale à la latéralité 6 mm entraîne une diminution des réponses, de même qu'une lésion supplémentaire unilatérale droite à la latéralité 8 mm. Il est toutefois nécessaire que la lésion soit bilatérale pour que la disparition soit totale.

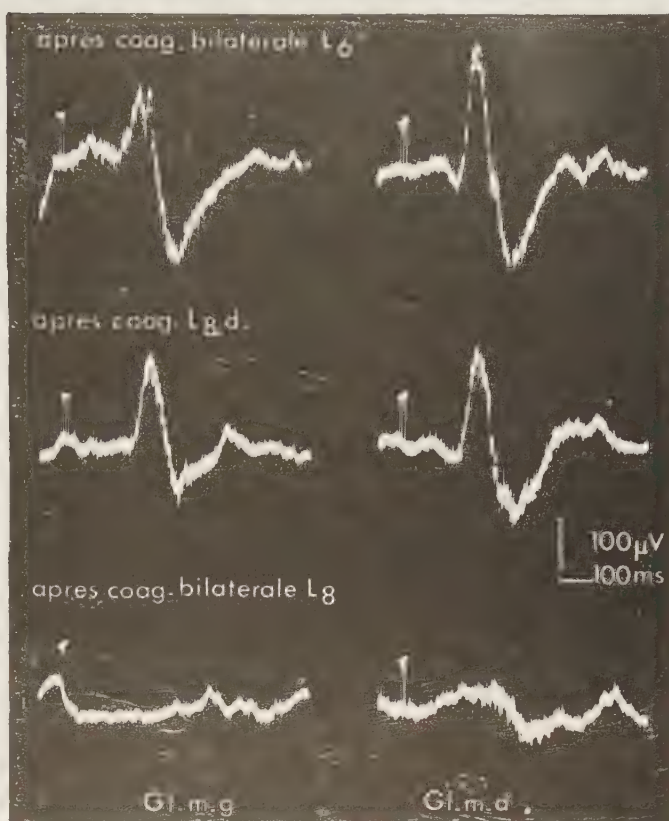
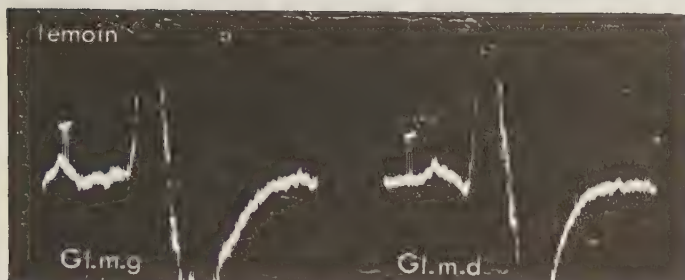


Fig. 58 - Dans l'aire subthalamique caudale la destruction de la partie latérale des champs de Forel et médiane de la zone incertaine, bloque les voies afférentes à la tige hypophysaire.

Les potentiels sont ici recueillis dans la partie distale de la tige hypophysaire, et nous voyons que pour être efficace la lésion doit être bilatérale aux latéralités 6 et 8 (voir Fig. 57).

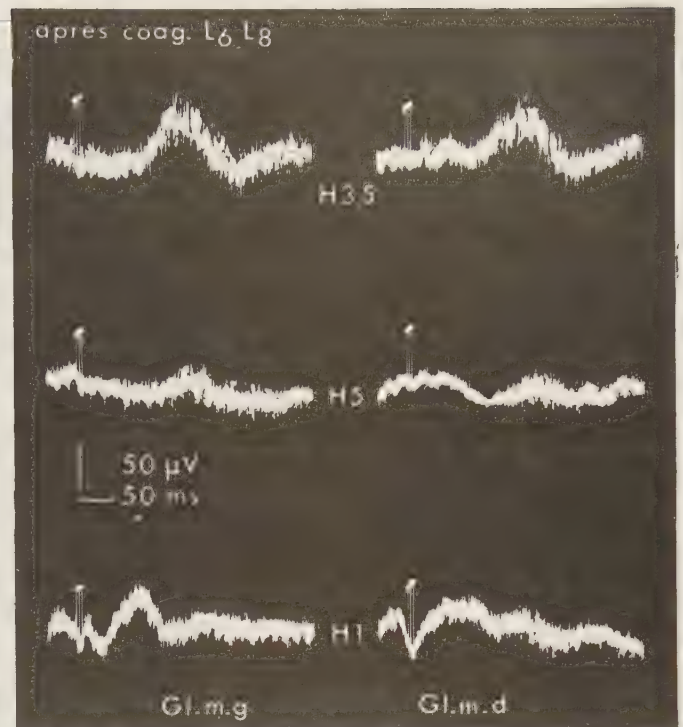
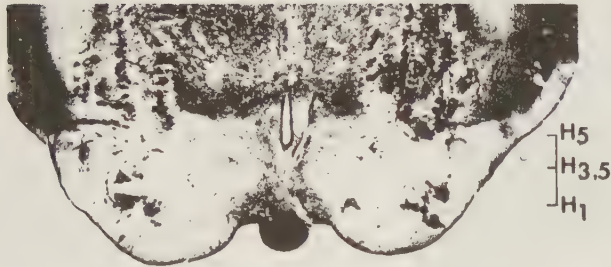
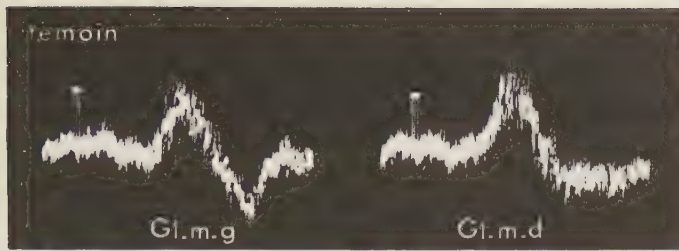


Fig. 59 - Les réponses de la tige hypophysaire disparaissent uniquement si le subthalamus caudal est détruit sur toute sa hauteur.

Nous avons essayé de limiter la lésion selon des plans horizontaux, mais seule la destruction totale est efficace. (Les cotes indiquées sont les niveaux d'horizontalité stéréotaxique).

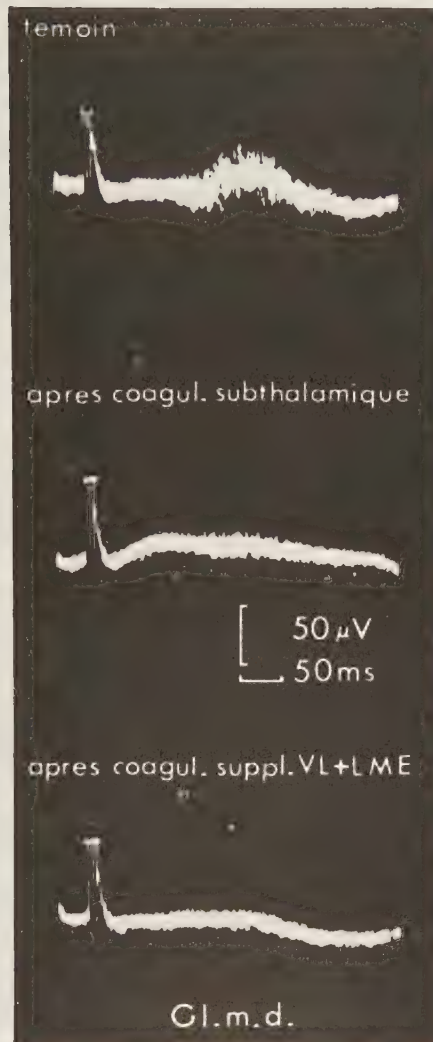
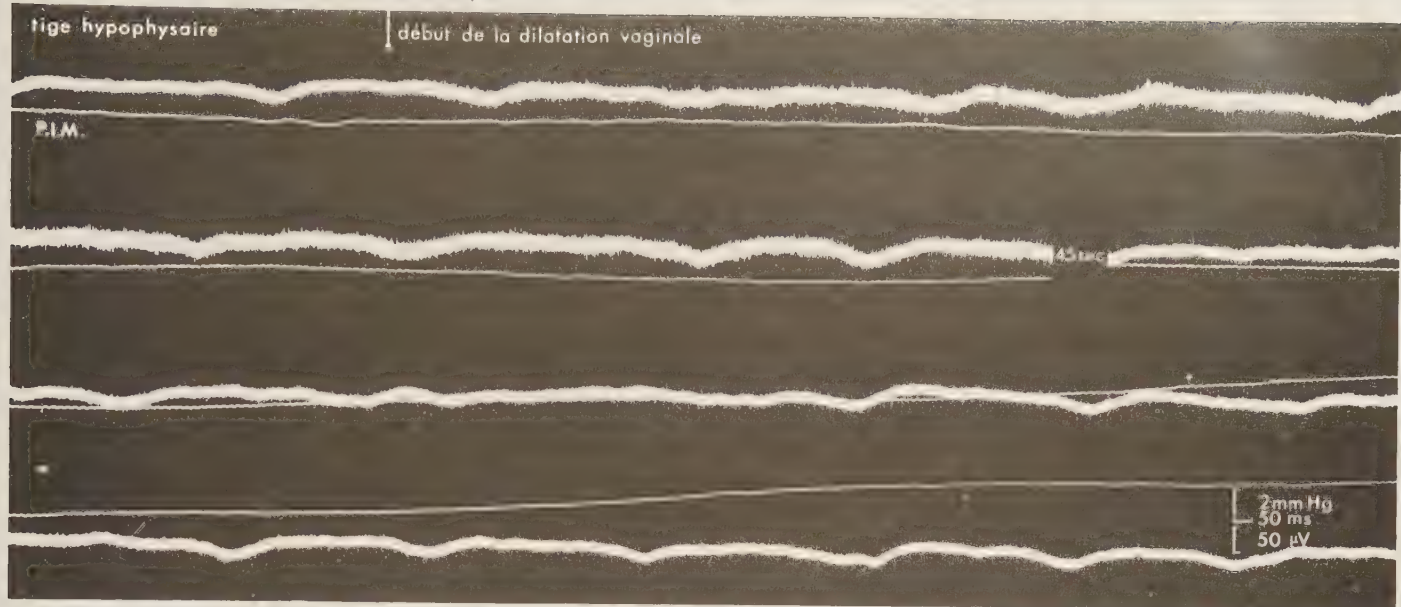


Fig. 60 - Au niveau de la limite antérieure des corps mamil-laires, après une destruction totale de l'aire sub-thalamique, il reste souvent une légère activité électrique évoquée dans la tige hypophysaire.

Celle-ci ne disparaît qu'après la lésion supplémen-taire du noyau ventral latéral (VL) et de la lame médullaire externe (LME).

après coagulation de l'aire subthalamique



après coagulation supplémentaire VL + LME

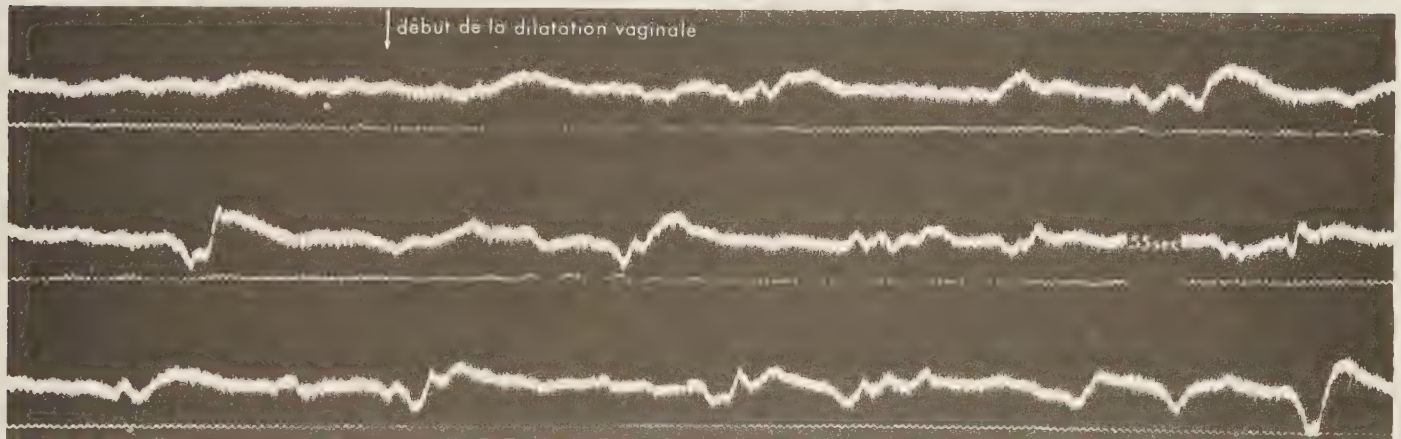


Fig. 61 - Après la lésion totale de l'aire subthalamique antérieure, la dilatation vaginale peut encore évoquer une faible activité dans la tige hypophysaire parfois suivie d'une augmentation de la pression intramammaire. Ce phénomène disparaît après une coagulation supplémentaire dans le thalamus latéral (VL et LME).

Au contraire, au niveau spinal les fibres empruntent de façon diffuse les cordons antérieurs latéraux et ventraux et la majorité d'entre elles croisent dès leur entrée dans la moelle. Elles peuvent alors appartenir à trois systèmes sensoriels ascendants :

a) le système néo-spino-thalamique constitué de fibres longues qui rejoignent le lemnisque médian (DILLY et al., 1968) et le complexe ventro-basal (GETZ, 1952 ; ANDERSON et BERRY, 1959). Son importance relative augmente des Marsupiaux aux Primates (MEHLER, 1957 ; MEHLER et al., 1960) et certaines de ces fibres se projettent dans le groupe postérieur (WHITLOCK et PERL, 1959 ; POGGIO et MOUNTCASTLE, 1960).

b) le système paléo-spino-thalamique dont l'importance décroît en fonction inverse du précédent (MEHLER, 1957 ; HERRICK et BISHOP, 1958 ; BISHOP, 1960 a,b). Il se termine dans les noyaux thalamiques intra-laminaires (BERRY et al., 1950 ; ANDERSON et BERRY, 1959 ; MEHLER et al., 1960 ; BOWSHER, 1961 ; SZENTHAGOTAI, 1964) et dans le noyau réticulé du thalamus (GETZ, 1952 ; BOWSHER, 1957, 1961 ; KRUGER et ALBE-FESSARD, 1960 ; WHITLOCK et PERL, 1961 ; ALBE-FESSARD et BOWSHER, 1965).

c) le système spino-réticulaire qui regroupe la majorité des fibres. Celles-ci ne rejoignent le thalamus qu'après avoir effectué une ou plusieurs synapses aux différents étages de la formation réticulée. Cette observation déjà ancienne de BECHTEREW (1885) est confirmée par de nombreuses études histologiques dont nous ne citerons que les plus récentes : BRODAL (1949) ; MORIN et al. (1951) ; MEHLER et al. (1956) ; ROSSI et BRODAL (1957) ; NAUTA et KUYPERS (1958) ; DENNIS et KERR (1961) ; BOWSHER (1962) ; LUND et WEBSTER (1967). D'autres auteurs ont montré par la technique des potentiels évoqués que les projections vers la FRM empruntent les colonnes latérales et ventrales de la moelle épinière (MORUZZI et MAGOUN, 1949 ; STARZL et al., 1951 a,b).

Les données anatomiques rappelées ci-dessus sont établies essentiellement chez le Chat et le Rat, parfois chez le Lapin, le Cobaye, le Singe et l'Homme. Une organisation similaire existe chez le Mouton comme le montrent les dégénérescences observées aux niveaux mésencéphaliques et thalamiques après la section des faisceaux spinaux latéraux et ventraux (RAO et al., 1969). Les différences avec les autres espèces sont minimales mais les auteurs soulignent l'importance des fibres ipsilatérales au niveau spinal, la distribution bilatérale et diffuse des afférences au niveau mésencéphalique.

Nous avons vu que les voies d'origines mammaire et vaginale afférentes à la tige pituitaire ne passent pas par le thalamus et empruntent essentiellement une voie subthalamique. Les fibres néo et paléo-spino-thalamiques se terminant toutes dans diverses structures thalamiques ne peuvent en être le support.

Au contraire la formation réticulée mésencéphalique joue un rôle certain dans la transmission des influx vers la tige pituitaire. Cependant avant d'affirmer que ce sont les fibres spino-réticulaires qui constituent les voies afférentes à la posthypophyse, il faut rechercher s'il existe des fibres issues de la FRM qui peuvent correspondre au trajet réticulo-pituitaire que nous avons tracé.

2) LES VOIES TEGMENTO-HYPOTHALAMIQUES

Ne connaissant pas d'études anatomiques des fibres ascendantes issues du mésencéphale chez le Mouton, nous nous appuyerons sur les descriptions faites sur des espèces telles que le Chat, le Singe et le Rat. Il n'y a entre elles que des variations de détail, l'organisation générale restant la même. Etant donné la place phylogénétique des Ongulés (entre les Carnivores et les Rongeurs), et l'analogie qui existe pour les projections spino-réticulaires, il semble qu'on puisse extrapoler au Mouton les voies mésencéphalo-diencephaliques que nous allons rappeler.

La majorité des fibres spino-réticulaires donnent naissance à partir des régions caudales de la formation réticulée (BRODAL et ROSSI, 1955) à des connections réticulo-thalamiques se terminant essentiellement dans les noyaux intra-laminaires en empruntant le faisceau de Forel (NAUTA et KUYPERS, 1958 ; DENNIS et KERR, 1961), ou dans les noyaux dorsaux (GUILLERY, 1959). BOWSHER et al. (1968) ont apporté une preuve fonctionnelle à ces données histologiques. De la même façon, des connections ont été mises en évidence avec le noyau ventral latéral (MASSION et DORMONT, 1966). Ces voies réticulo-thalamiques ne peuvent pas être retenues pour la même raison que les fibres spino-thalamiques directes.

Pour NAUTA et KUYPERS (1958), quelques fibres issues de la FRM vont se terminer dans l'aire subthalamique (zone incertaine et champs de Forel). Il est peu probable que ces fibres soient le support anatomique recherché. En effet, les fibres incerto-hypothalamiques sont peu nombreuses et gagnent l'hypothalamus dorsal et latéral (GUILLERY, 1957). De plus l'aire subthalamique ne constitue pas un relais vers la tige pituitaire mais uniquement une voie de passage : toutes les activités évoquées dans cette zone ont des latences plus courtes que celles obtenues dans la FRM, et le temps de conduction de l'influx entre la FRM et la tige pituitaire est de 90 ms alors qu'il est de 60 ms à partir du subthalamus. Enfin, les latences des liaisons entre la glande mammaire, la FRM et la tige pituitaire concordent parfaitement, alors qu'il n'en est rien si le relais est subthalamique.

Un certain nombre de fibres d'origine mésencéphalique gagnent directement l'hypothalamus par trois faisceaux. L'origine de ces voies a été précisée par COWAN et al. (1964) et leur trajet anatomique ressort d'un ensemble de données cohérentes fournies par MORIN (1950), AKERT et ANDY (1955), GUILLERY (1956, 1957), NAUTA (1958), NAUTA et KUYPERS (1958), MOREST (1961), ZYO et al. (1963), COWAN et al. (1964), WOLF et SUTIN

(1966), auxquelles il convient d'ajouter deux travaux plus anciens (PAPEZ, 1932 et FOX, 1941). Les fibres tegmento-hypothalamiques se regroupent dans les faisceaux suivants :

a) le faisceau télencéphalique médian qui provient essentiellement de l'aire ventrale du toit du mésencéphale. Il court dorsalement au pédoncule mamillaire dans le mésencéphale, puis traverse la région supramamillaire latérale et gagne l'aire hypothalamique latérale, la région préoptique, certaines fibres se poursuivant vers le noyau septal médial et les tubercules olfactifs. (Dans le noyau septal latéral n'arrivent que des fibres d'origine hypothalamique et non pas mésencéphalique). Les différentes structures hypothalamiques ne reçoivent d'afférences du faisceau télencéphalique médian que par l'intermédiaire de l'aire hypothalamique latérale.

b) le pédoncule mamillaire qui prend son origine dans les noyaux dorsaux, ventro-médians et profonds du toit du mésencéphale. Ses fibres passent d'une position ventro-latérale à une situation ventrale pour se terminer dans les noyaux mamillaires médians et latéraux. Quelques unes rejoignent à ce niveau le faisceau télencéphalique médian (GUILLERY, 1956).

c) le faisceau longitudinal dorsal de Schütz (y compris le système de fibres périventriculaires) qui est issu de la région périaqueducule du mésencéphale et gagne la zone périventriculaire de l'hypothalamus postérieur. Toutefois de nombreuses fibres rejoignent le faisceau télencéphalique médian dans l'aire hypothalamique latérale, tandis que d'autres ont des connexions directes avec l'hypothalamus médian.

Ces trois systèmes que nous venons de schématiser, tout en ayant des origines distinctes ont des interpénétrations fréquentes et les deux premiers se poursuivent rostralement à l'hypothalamus postérieur par le faisceau télencéphalique médian. Leurs afférences hypothalamiques sont essentiellement localisées

dans l'aire hypothalamique latérale comme l'ont confirmé BLEIER et al. (1966) par l'étude d'hypothalamus isolés.

La destruction du noyau gris central périaqueducal au niveau mésencéphalique, ainsi que des lésions du système périventriculaire thalamique sont sans effet sur les afférences de la tige pituitaire. Le faisceau longitudinal dorsal de Schütz n'est donc vraisemblablement pas la voie recherchée, de même que le pédoncule mamillaire, puisqu'une lésion limitée aux corps mamillaires et à la région supra-mamillaire est également sans effet.

Par contre le faisceau télencéphalique médian (auquel il faut cependant ajouter les fibres des deux faisceaux précédents qui le rejoignent) se situe plus latéralement que les précédents dans le subthalamus. Or les lésions les plus efficaces dans la partie caudale du subthalamus (A20 et A21) se trouvent dans les régions latérale des champs de Forel et médiane de la zone incertaine. Toutefois, dans un plan plus antérieur (A24) il est nécessaire de faire des destructions plus massives et les stimulations sont inefficaces : à cette hauteur commence l'aire hypothalamique latérale et les premières synapses du faisceau télencéphalique médian se sont déjà produites. Les fibres y sont vraisemblablement beaucoup plus diffuses que dans l'aire caudale où elles semblent relativement groupées (voir les figures 58 et 59).

Un dernier argument existe en faveur du faisceau télencéphalique médian puisqu'il envoie des fibres vers les noyaux supraoptiques et paraventriculaires par l'intermédiaire de la région préoptique et de l'aire hypothalamique latérale (NAUTA, 1958).

Le faisceau télencéphalique médian est constitué par un système de fibres multisynaptiques à conduction lente (0,6 m/s à 1 m/s chez le Rat selon IZQUIERDO et MERLO, 1966). Le long des axones hypothalamo-post-hypophysaires, la vitesse de l'influx est inférieure à 0,7 m/s (CROSS et al., 1969).

Les latences des réponses évoquées dans la tige pituitaire par stimulation de la FRM ou de la région subthalamique sont respectivement de 90 et 60 ms. Or, les distances à parcourir par l'influx sont d'environ 21 et 15 mm (nous estimons à 16 et 10 mm les distances jusqu'aux noyaux neurosécréteurs, et 5 mm de ces noyaux jusqu'au point d'enregistrement dans la tige pituitaire, ces données étant approximatives). Dans ces deux cas la vitesse de conduction de l'influx se situe autour de 0,25 m/s et semble faible. Deux hypothèses peuvent l'expliquer :

a) Nous avons estimé la vitesse de conduction jusque dans la tige pituitaire alors que ZQUIERDO et MERLO (1966) ont mesuré la vitesse de conduction de l'influx jusque dans l'aire hypothalamique latérale. Cette structure est le lieu de distribution des influx provenant du mésencéphale vers les diverses régions hypothalamiques. Or, il est probable qu'entre ce carrefour et la tige pituitaire de nombreuses synapses vont ralentir l'influx.

b) De nombreuses fibres du faisceau télencéphalique médian se prolongent vers des structures supra-diencéphaliques (septum, régions olfactives), et peuvent rejoindre de là certains noyaux amygdaliens ou certaines aires corticales. L'importance des latences pourrait alors s'expliquer par le fait que les influx empruntent ces voies longues pour se rendre à la tige pituitaire. Les expériences rapportées dans le chapitre suivant répondent à cette question.

CHAPITRE III

LES VOIES AFFERENTES A LA TIGE PITUITAIRE PASSENT-ELLES PAR DES STRUCTURES SUPRA-DIENCEPHALIQUES ?

I - RAPPEL SUCCINCT D'ANATOMIE

Nous nous limiterons à quelques références bibliographiques parmi les plus importantes ou les plus récentes, et nous renvoyons pour une bibliographie plus exhaustive au traité de CROSBY et al. (1962).

Nous avons rappelé précédemment que des fibres du faisceau télencéphalique médian se terminent dans le septum. Or, cette structure possède des connections directes avec les noyaux supraoptiques et paraventriculaires (JOHNSON, 1965, chez le Chat ; POWELL et RORIE, 1967, chez le Singe).

Le septum envoie des fibres vers quelques aires corticales telles que le gyrus cingulaire, le cortex frontal, le gyrus suprasylvien et ectosylvien (PRIBRAM et al., 1950 ; Mac LARDY, 1955, chez le Singe ; POWELL, 1964, 1966, chez le Chat). Ces aires reçoivent en outre de nombreuses fibres spino-thalamo-corticales. Or, il existe des liaisons cortico-hypothalamiques, notamment entre le lobe frontal et les noyaux supraoptiques et paraventriculaires (CROSBY et al., 1962, p. 318).

Les noyaux amygdaliens reçoivent des afférences non seulement par l'intermédiaire du VPL et de l'aire SII (WENDT et ALBE-FESSARD, 1961, chez le Chat), mais également par le faisceau télencéphalique médian et le pédoncule olfactif (voir chapitre précédent). L'amygdale possède des efférences multiples en particulier vers l'hypothalamus. Il existe des preuves histologiques de connections avec les noyaux ventro-médians, dorso-médians et la région préoptique par la strie terminale et le faisceau longitudinal d'association de

JOHNSTON chez le Singe (ADEY et MEYER, 1952 ; NAUTA, 1961, 1962), et chez le Chat (HALL, 1963 ; JOHNSON, 1965). De plus FOX (1943) a décrit une liaison avec le noyau paraventriculaire chez le Chat. A cela s'ajoutent les données électrophysiologiques de GLOOR (1959) et celles plus récentes de EGGER (1967), DREIFUSS et al. (1968), MURPHY et al. (1968) qui décrivent une relation fonctionnelle avec divers noyaux hypothalamiques. Enfin AZZALI et al. (1966) trouvent une diminution de l'activité sécrétrice des cellules du noyau supraoptique après des lésions bilatérales de l'amygdale ou des bulbes olfactifs.

Ainsi, l'éventualité du passage des voies afférentes à la tige pituitaire par des structures supra-diencéphaliques s'appuie sur des données anatomiques et fonctionnelles bien établies.

II - RESULTATS

L'existence de potentiels évoqués dans la tige pituitaire par la stimulation mammaire et la dilatation vaginale sur des préparations thalamiques, suffit à montrer que les voies afférentes n'ont pas de relais septaux, corticaux ou amygdaliens. En effet les réponses sont en tout point comparables à celles obtenues sur des brebis anesthésiées, et nous avons en outre observé des augmentations de la pression intramammaire, preuve d'une libération d'ocytocine. Nous avons cependant étudié chaque structure séparément.

1) LE SEPTUM

Des stimulations n'évoquent pas de potentiels dans la tige pituitaire et une vaste destruction ne modifie pas les afférences mammaires .

2) LE CORTEX

Les stimulations point par point de la surface corticale se sont

révélées inefficaces et des dépôts de papier imbibé de strychnine ne modifient pas l'activité de base de la tige pituitaire ni l'importance des potentiels qui y sont évoqués.

L'élimination fonctionnelle du cortex, soit définitive par un badigeonnage à l'aide d'une solution de nitrate d'argent, soit momentanée par un dépôt d'une solution de chlorure de potassium (3 M/l) n'a aucun effet décelable, que la lésion soit limitée aux aires de projection des glandes mammaires ou étendue à l'ensemble du cortex.

3) L'AMYGDALÉ

La stimulation des différents noyaux amygdaliens n'est suivie d'aucune activité dans la tige pituitaire, bien que nous obtenions dans le noyau ventro-médian des réponses comparables à celles de DREIFUSS et al. (1968), MURPHY et al. (1968)

La coagulation totale de l'amygdale n'entraîne aucune modification des réponses qui parviennent à la tige pituitaire après des stimulations mammaires (Fig. 62) et vaginales (Fig. 63).

Il convient de préciser que dans tous les cas, non seulement les activités électriques recueillies dans le tractus hypothalamo-hypophysaire ne sont pas modifiées, mais que l'augmentation de pression intramammaire après dilatation vaginale se maintient également.

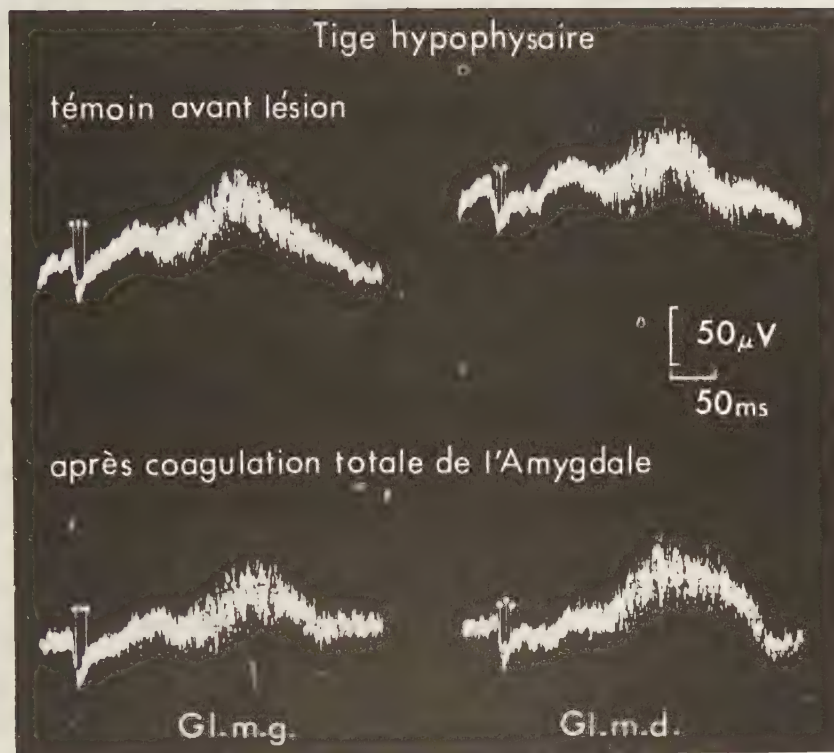


Fig. 62 - La destruction totale et bilatérale des noyaux amygdaliens n'a aucun effet sur les potentiels évoqués dans la tige hypophysaire par la stimulation des nerfs mammaires.

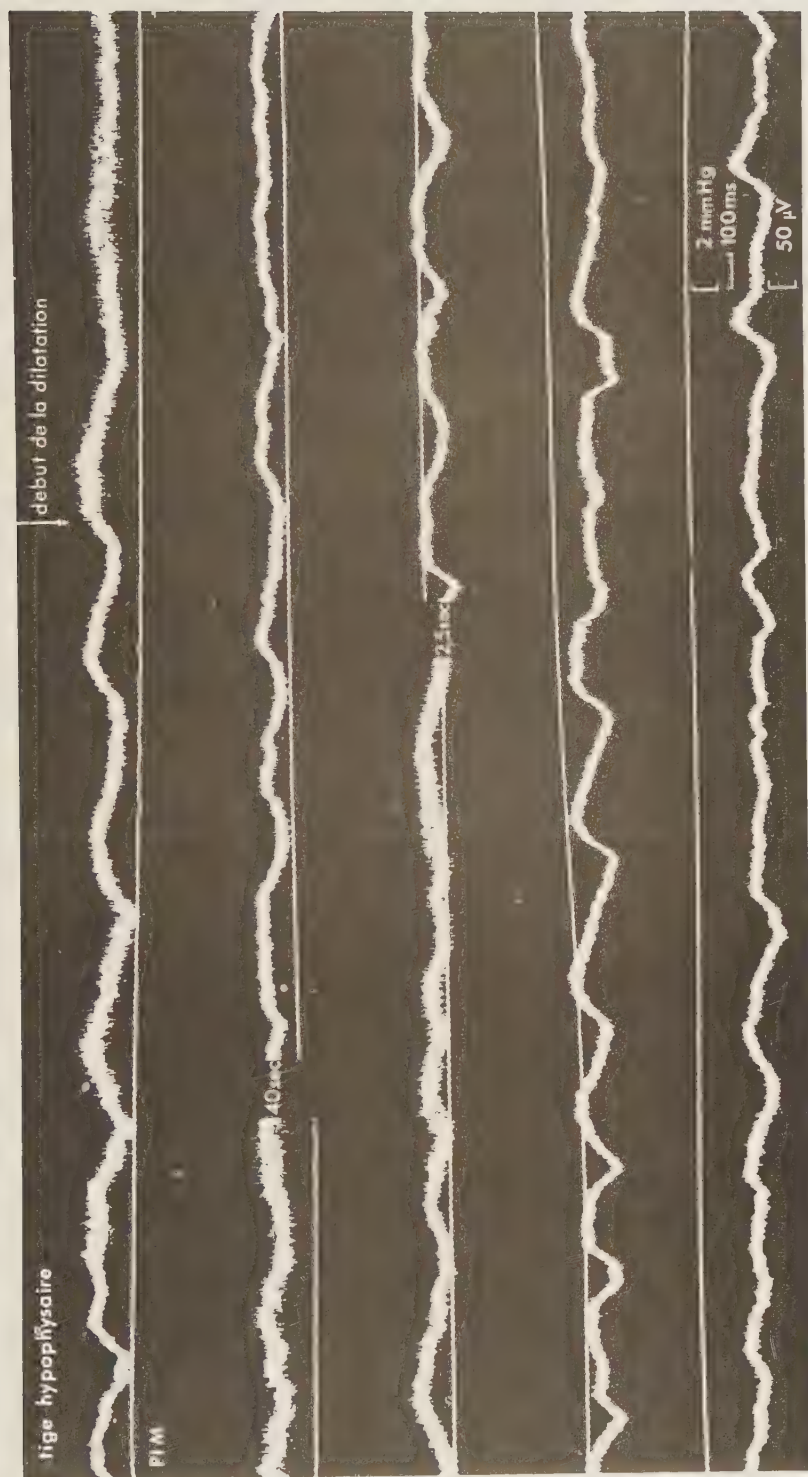


Fig. 63 - Après la destruction totale de l'amygdale, la dilatation vaginale évoque normalement l'activité électrique dans la tige hypophysaire et l'augmentation de la pression intramammaire.

CONCLUSIONS DE LA DEUXIEME PARTIE

Les influx évoqués par la stimulation électrique des nerfs mammaires ou la dilatation vaginale empruntent des fibres situées de façon diffuse dans les cordons latéraux et ventraux de la moelle épinière. La majorité d'entre elles croisent au niveau spinal.

Après avoir relayé dans la formation réticulée mésencéphalique, ces influx gagnent la tige pituitaire en empruntant une voie subthalamique constituée essentiellement par des fibres du faisceau télencéphalique médian. Il n'a pas été possible de localiser des voies de passage à l'intérieur de l'hypothalamus. Malgré l'importance de la latence entre la FRM et la tige pituitaire, il n'y a pas de relais au niveau des structures supra-diencéphaliques.

Il est vraisemblable qu'une faible partie des afférences à la tige pituitaire provenant de la FRM puissent emprunter une voie thalamique qu'il ne nous a pas été possible de localiser.

La principale caractéristique des fibres mammo-pituitaires est d'être extrêmement diffuses. Elles sont réparties dans les colonnes latérales et ventrales de la moelle épinière, et occupent une aire très large dans le mésencéphale (ceci concorde avec les descriptions de MORIN (1953) qui souligne que les projections vers le toit du mésencéphale sont très diffuses, observation confirmée chez le Mouton par RAO et al., 1969). Relativement compactes dans le subthalamus caudal, elles cessent de l'être dans le subthalamus antérieur. En effet il est nécessaire de réaliser des lésions importantes et les stimulations monopolaires sont seules efficaces. On provoque par cette technique une excitation beaucoup moins localisée qu'avec des électrodes bipolaires, favorisant ainsi les phénomènes de recrutement.

De nombreux faits expérimentaux permettent de penser qu'il existe une forte probabilité pour que les potentiels recueillis dans la tige pituitaire soient le prélude à une libération d'hormones post-hypophysaires. La voie que nous venons de décrire semble donc un support anatomique logique à l'arc nerveux ascendant du réflexe neuro-endocrinien d'éjection du lait.

TROISIEME PARTIE

EFFETS DE CERTAINES LESIONS DU SYSTEME NERVEUX
CENTRAL SUR LE REFLEXE D'EJECTION DU LAIT
AU COURS DE LA TRAITE

Les trajets médullaires afférents à la tige pituitaire précédemment définis diffèrent sensiblement de ceux nécessaires à l'accomplissement du réflexe d'éjection du lait, tels qu'ils ont été mis en évidence dans d'autres espèces par des sections chroniques de la moelle épinière. Ainsi, avec cette approche expérimentale les voies spinales du réflexe d'éjection apparaissent en très forte majorité ipsilatérales et localisées dans les faisceaux dorsaux chez la Chèvre (TSAKHAEV, 1955 ; DENAMUR et MARTINET, 1959 c), ou de Goll et Burdach (POPOVICI, 1963, même espèce), les faisceaux ventraux chez la Lapine (MENA et BEYER, 1968) et latéraux profonds chez la Ratte (EAYRS et BADDELEY, 1956).

Il nous a donc paru intéressant d'étudier chez la Brebis vigile soumise aux conditions normales de la traite, les trajets nerveux nécessaires à l'accomplissement du réflexe d'éjection, en pratiquant des lésions chroniques comparables à celles effectuées chez la Chèvre, la Lapine ou la Ratte.

Nous rapportons successivement les répercussions sur le réflexe d'éjection du lait de :

- la lésion de la voie primaire de la sensibilité épicritique ou système lemniscal (section des faisceaux médullaires dorsaux, destruction des lemnisques médians mésencéphaliques, du noyau ventral postéro-latéral et des aires somesthésiques corticales).

- La coagulation de diverses structures extra-lemniscals décrites dans la partie précédente (études électrophysiologiques).

Nous discuterons enfin les résultats dans le contexte bibliographique du réflexe d'éjection du lait.

CHAPITRE I

EFFETS DES LÉSIONS DU SYSTÈME SENSORIEL LEMNISCAL

L'interruption de cette voie a été réalisée à tous les étages du système nerveux central, sauf au niveau bulbaire. En effet, il y est pratiquement impossible de coaguler de façon spécifique le lemnisque médian sans léser des structures vitales entraînant la mort rapide des animaux.

I - DESTRUCTION DES AIRES CORTICALES SOMESTHÉSIQUES, DES NOYAUX VENTRAUX POSTERO-LATÉRAUX DU THALAMUS ET DES LEMNISQUES MÉDIANS MESENCEPHALIQUES
--

Nous avons vu précédemment (Ière Partie, Chapitre II) que les aires somesthésiques du cortex cérébral du Mouton ont des limites assez imprécises. Aussi avons-nous réalisé de très larges lésions corticales.

Des exemples de destructions des lemnisques médians et des VPL sont donnés sur les figures 64 et 65.

Aucune de ces interventions n'empêche la réalisation du réflexe d'éjection lors de la traite. En outre, le comportement des animaux est absolument normal et la production laitière, après une chute post-opératoire, remonte rapidement à un niveau comparable à celui de la période pré-opératoire.

Nous confirmons de cette façon les résultats obtenus avec la technique électrophysiologique puisque des lésions analogues ne modifient pas les réponses évoquées dans la tige pituitaire par la stimulation électrique des nerfs mammaires.

II - SECTION DES FAISCEAUX DORSAUX DE LA MOELLE EPINIÈRE

Chez la Brebis, ce sont les racines sensibles cérébro-spinales d'origines lombaire et sacrée qui innervent la glande mammaire (ELISEEV et PAVLOV, 1955 ; LINZELL, 1959). A l'étage thoracique toutes les afférences mammaires sont donc intra-médullaires. Au contraire, une lésion de la moelle épinière au niveau sacré laisse intacte la majorité de l'innervation de la glande mammaire, et cette intervention peut servir de témoin pour dissocier éventuellement l'effet physiologique de l'effet "choc opératoire".

1) SECTION BILATERALE DES FAISCEAUX DORSAUX

La lésion des faisceaux dorsaux au niveau du 5e segment sacré permet un déroulement normal de la traite. Par contre, la section pratiquée à différents étages thoraciques (Th12 et Th5) bloque complètement le réflexe d'éjection (Fig. 66), alors qu'une intervention similaire sur le 5e segment cervical (C5) reste sans effet (Fig. 67). Chez les brebis dont le réflexe d'éjection à la traite disparaît après la section des faisceaux dorsaux, il est important de noter que :

- la dilatation des parois vaginales provoque toujours une augmentation de la pression intramammaire, donc une libération d'ocytocine.
- la stimulation électrique des nerfs mammaires conduit à des réponses évoquées dans la tige pituitaire alors que dans le VPL, celles-ci ont disparu.
- les sections qui bloquent le réflexe d'éjection débordent légèrement les faisceaux de Goll et Burdach, ventralement à la corne grise dorsale (1 mm). Dans le cas d'une lésion plus petite le réflexe est maintenu.

2) SECTION UNILATERALE DU FAISCEAU DORSAL EN Th12

La section bilatérale supprimant le réflexe d'éjection à la traite, il est important de connaître si les fibres sont directes ou croisées dans la moelle



Fig. 64 - Lésion des lemnisques médians dans le mésencéphale.
Cette destruction n'a pas empêché la réalisation
d'un réflexe d'éjection normal à la traite. (Colo-
ration de KLUVER et BARRERA).

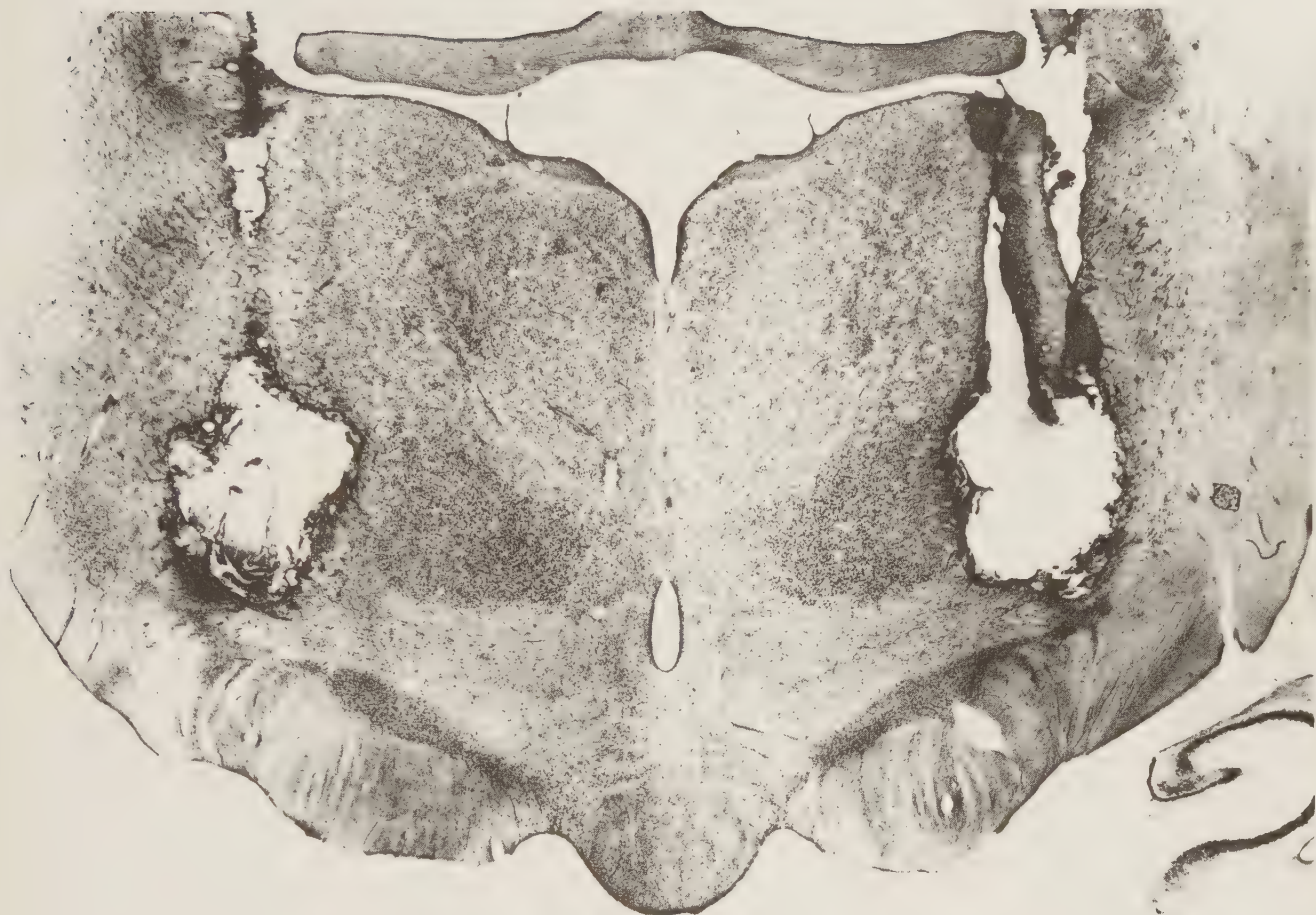


Fig. 65 - Lésion des noyaux ventraux postéro-latéraux.

Le réflexe d'éjection à la traite s'est maintenu normalement après cette intervention. (Coloration à la thionine).

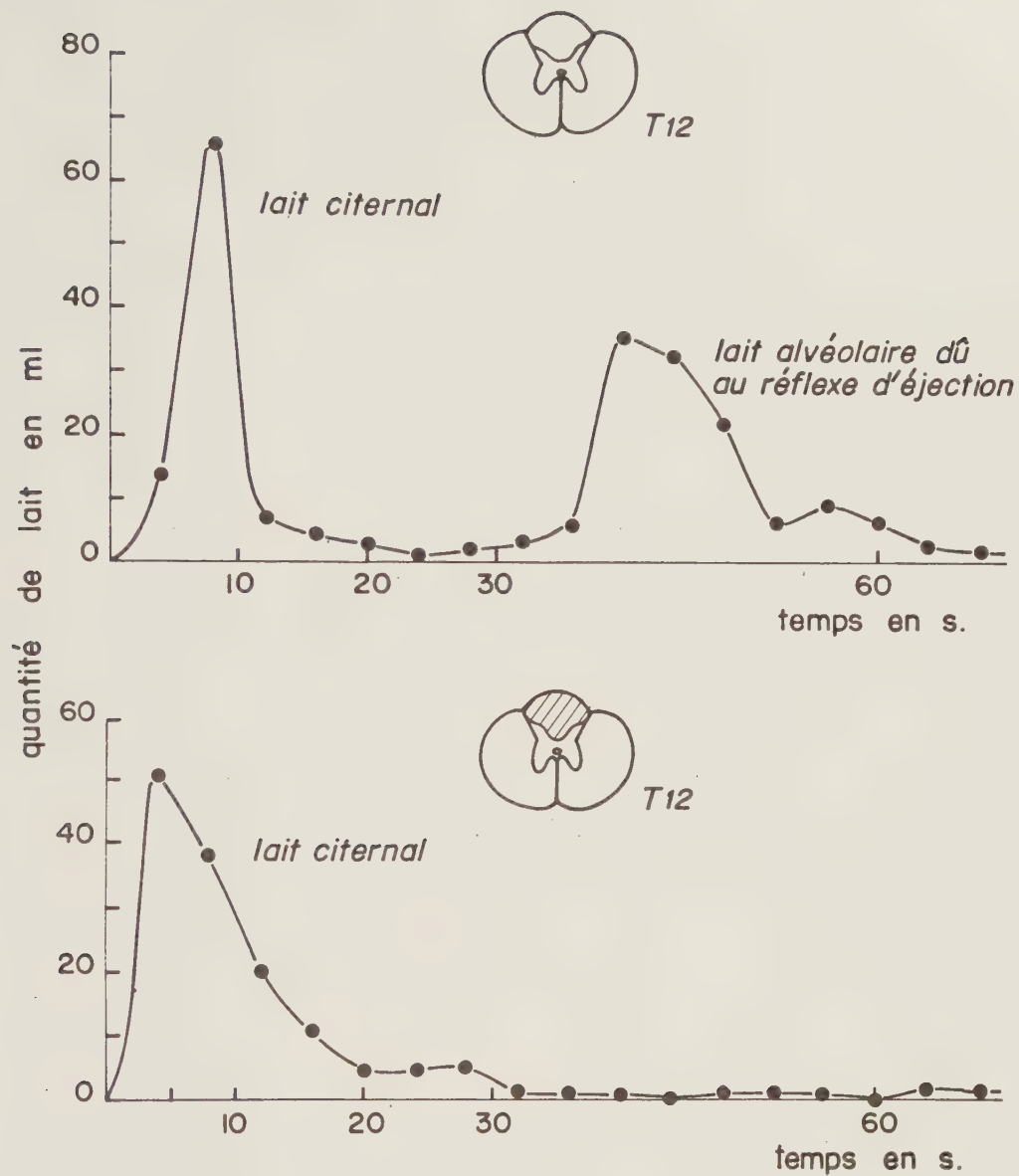


Fig. 66 - Disparition du réflexe d'éjection après une section bilatérale des faisceaux dorsaux au niveau de la 12^e vertèbre thoracique:

En haut : Enregistrement du débit du lait pendant la traite sur la brebis intacte.

En bas : Enregistrement sur la même brebis après la lésion.

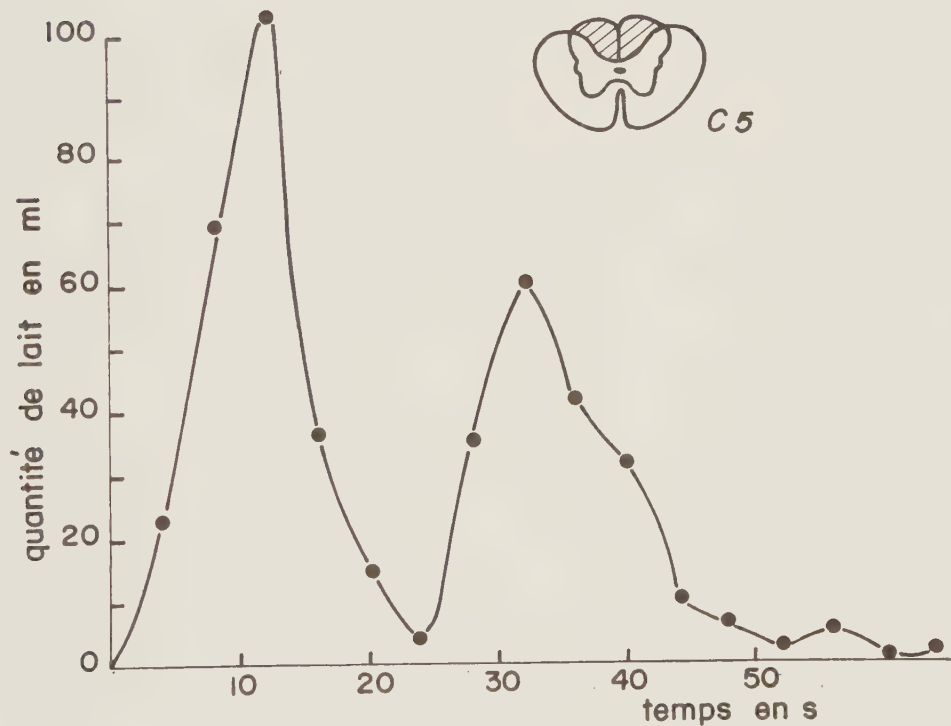
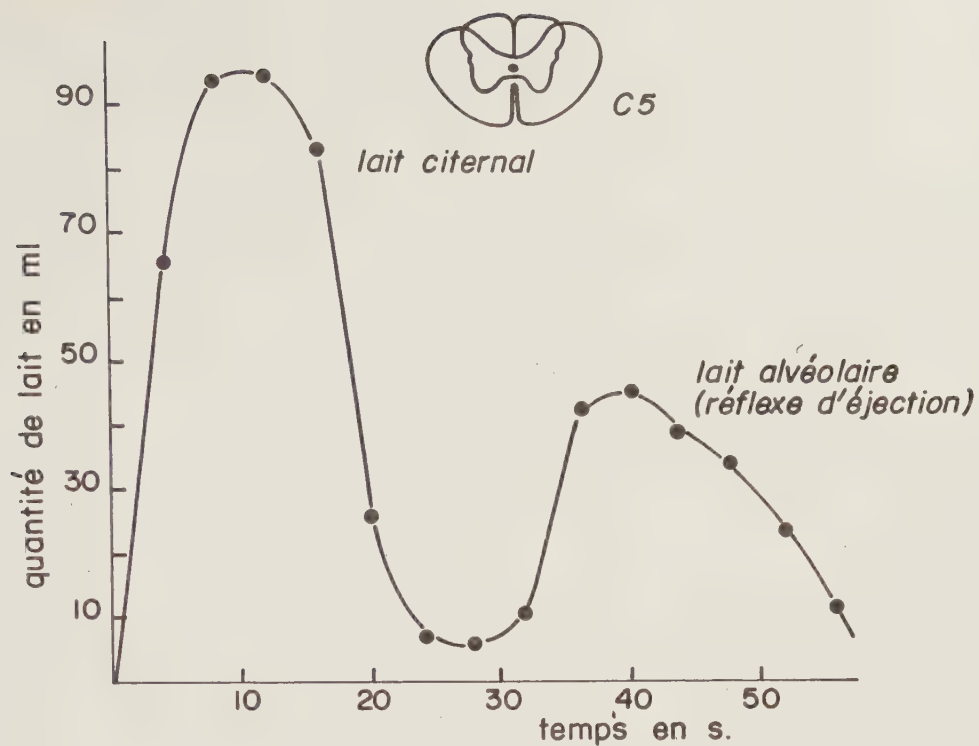


Fig. 67 - La lésion des faisceaux dorsaux au niveau de la 5e vertèbre cervicale (C5) est sans effet sur le réflexe d'éjection (même disposition que sur la Fig. 66).

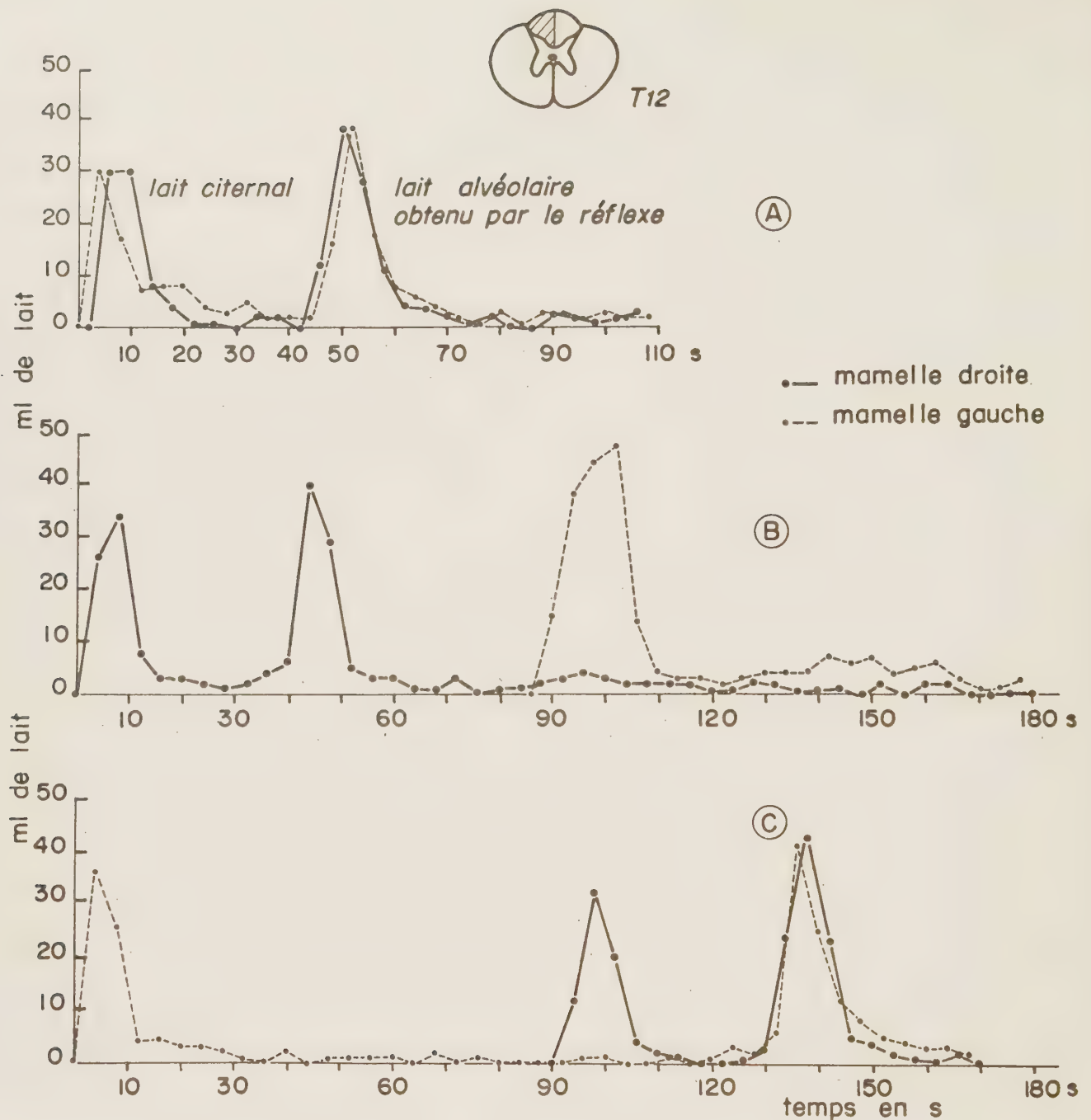


Fig. 68 - Le réflexe d'éjection au cours de la traite nécessite l'intégrité d'une voie strictement ipsilatérale au niveau spinal.

Les débits de lait sont enregistrés séparément pour chaque mamelle sur une brebis ayant subi la section du faisceau dorsal gauche au niveau de la 12e vertèbre thoracique. (Les détails de cette expérience sont expliqués dans le texte).

épineière. A cet égard, le faisceau dorsal gauche est sectionné et la traite est pratiquée successivement de trois manières différentes :

- Traite simultanée des deux glandes.
- Traite de la glande droite contralatérale à la section médullaire, puis 1 min.30 plus tard, de la glande mammaire gauche.
- Traite de la glande gauche ipsilatérale à la section médullaire, puis 1 min.30 plus tard, de la glande mammaire droite.

La figure 68 résume les résultats obtenus :

- La traite simultanée des deux glandes est capable de provoquer le réflexe d'éjection et le lait s'écoule normalement de celles-ci (Fig. 68 A).
- La traite de la glande droite, contralatérale au faisceau dorsal sectionné (Fig. 68 B) s'effectue avec une courbe d'évacuation du lait tout à fait comparable à la précédente. Quarante secondes plus tard, la traite de la mamelle gauche ipsilatérale à la section, fournit dans les premières secondes une quantité de lait représentant approximativement la somme des fractions citernale et alvéolaire. La traite de la glande mammaire contralatérale à la section médullaire provoque donc un réflexe d'éjection normal entraînant une libération d'ocytocine qui agit simultanément sur les deux glandes.
- La traite de la mamelle gauche, ipsilatérale à la section, ne permet de recueillir que le lait citernal (Fig. 68 C). C'est la traite de la glande mammaire droite 1 min.30 plus tard qui est à l'origine du réflexe d'éjection amenant la descente du lait alvéolaire simultanément dans les deux glandes.

Ainsi les fibres ne croisent pas au niveau médullaire et elles sont situées dans les colonnes dorsales au niveau thoracique. L'inefficacité de la section des faisceaux de Goll et Burdach sur la moelle cervicale suggère que

le faisceau spino-cervico-thalamique joue le rôle essentiel d'autant que les sections thoraciques effectuées lèsent la partie dorsale du faisceau latéral. Nous avons souligné précédemment l'importance que prend ce tractus chez le Mouton. Il n'occupe pas la même position aux niveaux thoraciques et cervicaux (Fig. 27 - 1ère Partie, Chapitre IV) et ceci permet d'interpréter les effets divergents sur le réflexe d'éjection des sections médullaires pratiquées à différentes hauteurs.

CHAPITRE II

EFFETS DES LÉSIONS DE QUELQUES STRUCTURES EXTRA-LEMNISCALES

Toutes les interventions sur le système extra-lemniscal ont été faites à un étage supra-bulbaire. En effet la section des faisceaux latéraux et ventraux de la moelle épinière entraînent la paralysie de la partie du corps caudale à la lésion. Ceci est incompatible avec la traite mécanique dans des conditions normales.

Au niveau bulbaire la raison est la même que pour les structures lemniscales : il y a impossibilité pratique d'effectuer des lésions sans toucher à des centres réflexes vitaux.

I - LÉSIONS SUR LE TRAJET DES VOIES ASCENDANTES VERS LA TIGÉ PITUITAIRE

Des lésions sur la voie ascendante telle que nous l'avons tracée par la technique des potentiels évoqués, posent des problèmes complexes. En effet nous avons vu que les voies sont très diffuses à tous les étages, notamment au niveau du mésencéphale et de l'aire subthalamique antérieure. Elles semblent relativement plus compactes dans la région subthalamique caudale. Réaliser de telles destructions risquait de provoquer de nombreux troubles post-opératoires, et les effets sur la production laitière et le réflexe d'éjection du lait auraient perdu ainsi toute spécificité. Nous avons cependant tenté ces interventions en effectuant des lésions de taille variée.

I) AU NIVEAU MESENCEPHALIQUE

Dans la formation réticulée mésencéphalique nous n'avons pu

obtenir de résultats valables quant au réflexe d'éjection du lait. Des lésions réduites ne font apparaître aucun trouble dans le comportement des animaux. La lactation se poursuit normalement et le réflexe d'éjection du lait se manifeste régulièrement au cours de la traite.

Par contre, des lésions un peu plus grosses sont suivies d'une perte d'appétit et d'un amaigrissement rapide, quelles que soient les structures touchées. La sécrétion du lait, toujours fortement ralentie dans les quelques jours qui suivent toute opération, s'arrête, rendant l'étude du réflexe d'éjection impossible.

Toujours à l'étage mésencéphalique la destruction du noyau gris central rostral est sans effet et la traite se déroule normalement.

2) AU NIVEAU DIENCEPHALIQUE

Le réflexe d'éjection du lait est maintenu après de vastes destructions des noyaux thalamiques. En outre, les animaux supportent sans aucun dommage apparent des lésions aussi importantes que celle qui est représentée sur la figure 69. Toutefois des interventions comparables touchant les noyaux intra-laminaires ou de la ligne médiane sont souvent plus mal tolérées, mais là encore les troubles n'ont aucune spécificité.

Dans la région subthalamique des coagulations réduites sont sans effet persistant. Ceci est valable même pour une lésion qui en électrophysiologie fait disparaître la presque totalité des influx recueillis dans la tige pituitaire après stimulation mammaire. Cette destruction est située aux coordonnées stéréotaxiques A21 L5 L7 (ou L6 L8) H1, H3 et H5. Dès que l'on étend la lésion, il n'y a pas de récupération post-opératoire. Les animaux sont le plus souvent prostrés et ne mangent pas. Ceci s'accompagne d'un tarissement immédiat de la sécrétion lactée.



Fig. 69 - Lésion diencéphalique.

Une telle destruction n'a provoqué aucun trouble chez l'animal et le réflexe d'éjection du lait au cours de la traite est maintenu. (Coloration à l'ériochrome cyanine et au violet de crésyl).



Les résultats sont identiques avec des interventions plus médianes affectant les corps mamillaires, les régions supra et péri-mamillaires, la partie médiane du champ de Forel. Réduites, ces destructions sont sans effet, étendues elles deviennent non spécifiques.

II - LÉSIONS DE CERTAINES STRUCTURES SUPRA-DIENCEPHALIQUES

Bien que les structures supra-diencephaliques ne semblent pas contrôler l'arrivée des influx d'origines mammaire et vaginale dans la tige pituitaire, il est possible qu'elles aient un rôle sur le déroulement du réflexe d'éjection du lait dans des conditions physiologiques normales. En effet elles sont reliées par des connections très importantes avec les noyaux neurosécréteurs (2ème Partie, Chapitre III).

1) LE SEPTUM

Une destruction limitée aux aires septales est sans aucun effet (Fig. 70). Par contre si la lésion déborde ventralement sur l'hypothalamus antérieur, il y a arrêt de la sécrétion pour une cause que nous n'avons pas déterminée avec précision. Ceci n'est pas surprenant compte tenu de l'importance de l'hypothalamus dans les régulations endocriniennes. Toutefois il n'y a pas de troubles comportementaux apparents.

2) LES NOYAUX AMYGDALIENS

La destruction totale de toute l'amygdale (Fig. 71) n'est suivie d'aucun effet sur le comportement des animaux, ni sur le déroulement ultérieur de la lactation qui se poursuit normalement. Le réflexe d'éjection continue à se réaliser régulièrement pendant la traite.

CONCLUSION

Aucune des lésions effectuées sur des structures extra-lemnisciales n'ont apporté de données nouvelles sur le réflexe d'éjection du lait proprement dit. Ainsi, nous confirmons dans l'ensemble les résultats obtenus par la technique électrophysiologique au cours des expériences précédentes : les voies ascendantes sont très diffuses aux niveaux mésencéphaliques et subthalamiques et ne semblent pas être sous la dépendance systématique du télencéphale ou du rhinencéphale.



Fig. 70 - Lésion du septum.

Cette intervention n'a pas d'effet sur le réflexe d'éjection du lait au cours de la traite. (Coloration à la thionine).



Fig. 71 - Lésion de l'amygdale.

Ces deux coupes espacées de 3 mm sur une même brebis, montrent que la destruction des noyaux amygdaliens est totale. Elle n'est suivie d'aucun effet apparent ni sur le comportement ni sur le réflexe d'éjection du lait au cours de la traite. (Coloration à la thionine).

CHAPITRE III

DISCUSSION SUR LE SYSTEME NERVEUX ET LE REFLEXE D'EJECTION DU LAIT

Pour les discussions précédentes nous nous sommes placé dans un contexte strictement neuro-anatomique et neuro-physiologique. Nous allons maintenant déborder ce cadre et essayer de situer l'ensemble des résultats obtenus par rapport aux données bibliographiques sur le réflexe d'éjection du lait et plus généralement sur le rôle du système nerveux dans la libération des hormones post-hypophysaires. Nous ne chercherons pas à dissocier systématiquement les décharges d'ocytocine et d'ADH puisque ces deux hormones sont très souvent libérées ensemble, la tétée et la traite étant accompagnées d'une antidiurèse pour plusieurs espèces, notamment chez les Ruminants (voir la revue de DENAMUR, 1965). Toutefois, certains stimuli périphériques (hémorragie ou hypotension) semblent provoquer une libération de vasopressine seule (GINSBURG et SMITH, 1959 ; BELESLIN et al., 1967 ; CLARK et ROCHA e SILVA, 1966, 1967). En outre, des stimulations centrales peuvent entraîner des décharges spécifiques de l'une ou de l'autre des deux hormones, ce qui a amené certains auteurs à considérer que les voies afférentes sont différentes selon les cas (BISSET et al., 1966 ; ROTHBALLER, 1966 ; TINDAL et al., 1968 b ; AULSEBROOK et HOLLAND, 1969 b).

La discussion suivante porte sur des sujets liés directement au réflexe d'éjection du lait et analysés en détail par DENAMUR (1965), BENSON et FITZPATRICK (1966), CROSS (1966) et TINDAL (1966). Afin de ne pas allonger démesurément la bibliographie, nous ne citerons que les références postérieures à ces synthèses, ou exceptionnellement celles qui, antérieures à ces revues, nous ont semblé s'intégrer le plus directement à nos données expérimentales.

I - LES VOIES ASCENDANTES DU REFLEXE D'EJECTION DU LAIT

Les résultats obtenus en étudiant l'effet des lésions sur le réflexe d'éjection du lait au cours de la traite soulignent les faits suivants :

1) AU NIVEAU SPINAL

Les faisceaux dorsaux sont nécessaires à la réalisation du réflexe d'éjection du lait chez la Brebis et les voies médullaires sont strictement ipsilatérales. Ces données sont identiques à celles rapportées à la suite de sections médullaires chez la Chèvre (TSAKHAEV, 1955 ; DENAMUR et MARTINET, 1959 c ; POPOVICI, 1963). Elles montrent en outre, sans qu'il soit permis d'éliminer l'intervention des faisceaux de Goll et Burdach, que le faisceau spino-cervico-thalamique joue probablement un rôle essentiel.

L'importance prépondérante de ce faisceau au cours du réflexe d'éjection pourrait en outre fournir une explication satisfaisante aux résultats de EAYRS et BADDELEY (1956) chez la Ratte, et de MENA et BEYER (1968) chez la Lapine. Ces auteurs décrivent des voies ipsilatérales ayant une situation latérale profonde dans un cas, ventrale dans l'autre. Or, des travaux récents de GWYN et WALDRON (1968, 1969) montrent qu'un noyau, qu'ils assimilent au noyau cervical latéral, descend jusqu'à l'étage lombaire dans la moelle de ces Rongeurs. Ainsi le passage en position ventrale des fibres "spino-cervico-thalamiques" se ferait à un étage médullaire thoraco-lombaire, caudal aux lésions faites par EAYRS et BADDELEY d'une part, MENA et BEYER d'autre part. Ceci serait une interprétation plus satisfaisante que de rattacher des voies uniquement ipsilatérales au système spino-thalamique.

2) AU NIVEAU SUPRA-SPINAL

Les fibres qui interviennent dans la réalisation du réflexe d'éjection du lait chez la Brebis n'accompagnent pas le système lemniscal au-delà du

mésencéphale. En effet, une coagulation du lemnisque médian (située à un niveau mésencéphalique où, chez le Chat, les fibres du faisceau spino-cervico-thalamique ont rejoint - VERHAART, 1964), une destruction étendue de son noyau afférent thalamique (VPL), ou des aires corticales somesthésiques, ne perturbent pas le réflexe.

A partir du mésencéphale la voie du réflexe est extra-lemniscale et ceci est confirmé par les résultats rassemblés à l'aide d'autres techniques ou sur d'autres espèces :

a) Les stimulations électriques centrales

- Des potentiels sont évoqués dans la tige pituitaire par des stimulations monopolaires de la FRM et du subthalamus chez la Brebis (2ème Partie, Chapitre II).

- Les mêmes résultats sont observés avec des électrodes bipolaires dans les noyaux supraoptiques et paraventriculaires à partir de zones mésencéphaliques extra-lemniscals et notamment du noyau gris central chez la Lapine. Toutefois des potentiels peuvent être évoqués dans le noyau supraoptique par la stimulation du lemnisque médian (WOODS et al., 1969).

- Des libérations d'ocytocine sont obtenues par la stimulation de structures extra-lemniscals tant au niveau mésencéphalique que diencephalique où les aires qui répondent de façon positive sont situées préférentiellement dans le subthalamus. Ceci a été rapporté chez le Cobaye (TINDAL et al., 1967 a,b) et chez la Lapine (TINDAL et al., 1969 ; AULSEBROOK et HOLLAND, 1969 a,b ; WOODS et al., 1969). De plus la stimulation du faisceau télencéphalique médian provoque une augmentation de pression intramammaire chez la Lapine (HOLLAND et al., 1963). Seul ROTHBALLER (1966) rapporte des libérations d'ocytocine à partir du lemnisque médian et du VPL chez la Chatte.

- Des libérations d'hormone antidiurétique (ADH) apparaissent après des stimulations dans des points parfois différents des précédents, mais toujours dans des structures extra-lemnisciales (mêmes références que pour l'ocytocine, plus MILLS et WANG, 1964, chez le Chien, et ROTHBALLER, 1966, chez le Chat).

- L'activité des cellules des noyaux supraoptiques et paraventriculaires est modifiée par la stimulation de la FRM ; selon les cas, l'effet est inhibant ou facilitant (SUDA et al., 1963 ; BROOKS et al., 1962, 1966 ; ISHIKAWA et al., 1966 b).

b) Les lésions centrales

- Les potentiels évoqués dans la tige pituitaire ne disparaissent pas après la destruction des structures lemnisciales mésencéphaliques et thalamiques, mais après des lésions de la FRM et du subthalamus chez la Brebis (2ème Partie, Chapitre II).

- Le réflexe d'éjection à la tétée est maintenu après de vastes lésions du lemnisque médian et des parties latérales du mésencéphale (BEYER et al., 1962, chez la Chatte), alors qu'il ne se réalise plus après des coagulations qui touchent le système de fibres périventriculaires (qui est une composante du faisceau longitudinal dorsal de Schütz) au niveau mésencéphalique (BEYER et al., 1962, chez la Chatte) ou hypothalamique postérieur (BEYER et MENA, 1965, chez la Chatte). Il en est de même chez la Ratte après l'interruption du faisceau télencéphalique médian (AVERILL et PURVES, 1963) ou la dé-afférentation de l'hypothalamus latéral qui est l'aire d'afférence des fibres tegmento-hypothalamiques (YOKOYAMA et al., 1965).

- Des dégénérescences atteignent le faisceau longitudinal dorsal de Schütz, le pédoncule mamillaire et le faisceau télencéphalique médian après la lésion ponctiforme de structures mésencéphaliques dont la stimulation

évoque à la fois des potentiels dans les noyaux supraoptiques et paraventriculaires et une augmentation de la pression intramammaire chez la Chatte (WOODS et al., 1969).

Aucun de ces auteurs n'accorde de rôle important aux structures thalamiques confirmant par là nos résultats (qui ne lui attribuent qu'un rôle mineur), et l'hypothèse émise par CROSS (1961 a) qui estime que les voies du réflexe ne passent pas par le thalamus. En effet, si quelques stimulations thalamiques peuvent entraîner une libération d'hormones post-hypophysaires (BEYER et al., 1961 ; TINDAL et al., 1967 a,b , 1969 ; AULSEBROOK et HOLLAND, 1969 a,b ; ROTHBALLER, 1966) les lésions sont toujours inefficaces. Toutefois pour la libération de l'hormone antidiurétique MILLS et WANG (1965) retiennent une voie thalamique.

Enfin, un dernier argument basé sur la physiologie des récepteurs sensoriels et des systèmes de fibres ascendantes, semble en faveur d'une voie extra-lemniscale. En effet, les premiers stimuli appliqués aux trayons lors de la tétée ou de la traite sont d'ordre thermique et sont par suite plus proches de ceux qui activent les cellules du système spino-thalamique (PERL et WHITLOCK, 1961), que de ceux qui agissent sur les cellules du système lemniscal. Par contre les excitations mécaniques (pressions et étirements) donnent naissance à des influx qui peuvent être transmis à la fois par le système extra-lemniscal et par le système lemniscal, notamment par le faisceau spino-cervico-thalamique dont une partie des cellules sont mises en jeu par la stimulation de méchano-récepteurs (WALL, 1960 ; ANDERSSON, 1962 ; GORDON et JUKES, 1963 ; OSWALDO-CRUZ et KIDD, 1964 ; TAUB et BISHOP, 1965).

3) LES RESULTATS DIVERGENTS AU NIVEAU SPINAL

S'il semble clair qu'à partir du niveau mésencéphalique le système lemniscal ne semble jouer aucun rôle, il reste à expliquer son importance

au niveau spinal (3ème Partie, Chapitre I) compte tenu des autres résultats que nous avons obtenus :

- La dilatation vaginale provoque une libération d'ocytocine après la section des faisceaux dorsaux et ces derniers ne sont pas suffisants pour la maintenir. Ceci a été observé à la fois lors des expériences d'électrophysiologie et après des lésions chroniques des faisceaux dorsaux ayant supprimé le réflexe à point de départ mammaire au cours de la traite.

- Les potentiels évoqués dans la tige pituitaire par la stimulation électrique des nerfs mammaires ou la dilatation vaginale ne disparaissent qu'après la section bilatérale des fibres nerveuses situées dans les parties latérales et ventrales de la moelle épinière, et ces fibres sont essentiellement croisées.

- La voie spinale du réflexe d'éjection du lait, bien que principalement ipsilatérale, est également située dans les parties latérales chez la Ratte (EAYRS et BADDELEY, 1956) et ventrales chez la Lapine (MENA et BEYER, 1968), et peut ainsi appartenir au système extra-lemniscal.

Ces derniers résultats concordent avec l'ensemble des données rassemblées au niveau supra-spinal et suggèrent que le transfert médullaire des influx nerveux d'origine mammaire est effectué par des fibres spino-réticulaires. Par contre, ils n'expliquent pas l'importance des faisceaux dorsaux médullaires au cours de la traite.

4) COMMENT INTEGRER CES RESULTATS DANS UNE HYPOTHESE COHERENTE SUR LES VOIES NERVEUSES DU REFLEXE D'EJECTION DU LAIT ?

Il paraît donc difficile d'intégrer dans un schéma logique des données expérimentales apparemment très contradictoires qui tendent à attribuer un rôle important (dans la réalisation du réflexe d'éjection) soit à une

partie du système lemniscal, soit au système spino-réticulo-hypothalamique. Une hypothèse qui tiendrait compte de la majorité des résultats consisterait à attribuer aux fibres spino-réticulo-hypothalamiques le support anatomique des voies du réflexe, et au système lemniscal (en particulier au faisceau spino-cervico-thalamique) la possibilité de contrôler à un niveau qui reste à préciser, l'acheminement des influx le long du trajet spino-hypothalamique (il doit provoquer une facilitation au moment de la traite ou de la tétée, facilitation qui ne serait pas indispensable pour les influx d'origine vaginale).

Notre hypothèse (schématisée sur la figure 72) a le mérite par rapport à celle de ROTHBALLER (1966) qui attribue la libération d'ocytocine aux influx d'origine lemniscale, et celle d'ADH aux afférences spino-thalamiques, d'expliquer logiquement que la dilatation vaginale produise une libération d'ocytocine après section des faisceaux dorsaux médullaires.

Nous disposons cependant de peu de données anatomiques ou physiologiques qui puissent nous orienter vers la recherche d'un contrôle des voies spino-réticulo-hypothalamiques par les fibres lemniscales.

a) A l'étage spinal : Il est peu probable que l'interaction ait lieu à ce niveau dans le cas du réflexe d'éjection. Certes les fibres des colonnes dorsales émettent des collatérales sur quelques segments après leur entrée dans la moelle (CAJAL, 1909, sur le plan histologique ; WALL, 1960, 1961 ; MALLART et PETIT, 1963, sur le plan fonctionnel). Les fibres d'origine mammaire pénétrant dans la moelle épinière au niveau lombaire, la section des faisceaux dorsaux en Th12 pourrait empêcher le rôle éventuel des collatérales, et par conséquent le réflexe d'éjection. Toutefois, une telle explication n'est plus valable pour la section en Th5 qui interrompt également le réflexe.

Pour la même raison nous n'envisageons pas l'existence d'une facilitation métamérique (WALL et TAUB, 1962 ; WALL, 1964 ; MELZACK et

WALL, 1965), ou d'une inhibition métamérique qui serait levée (WALL, 1961 ; BELL et al., 1961 ; HORN, 1964 ; MASSION et al., 1965).

Nous ne pouvons également retenir l'éventualité d'un contrôle descendant cortical sur les cellules d'origine des fibres spino-réticulaires (HOLMQUIST et al., 1960 ; LUNDBERG et al., 1963 ; YAMAGUCHI et KRAUTHAMER, 1966). En effet de vastes lésions corticales des aires sensorimotrices n'ont pas empêché le réflexe d'éjection au cours de la traite. Par contre un tel mécanisme peut se produire à partir de fibres ayant une origine sous-corticale (fibres réticulo-spinales de CARPENTER et al., 1963).

b) Aux étages supra-spinaux : STARZL et al. (1951 b) ont trouvé des zones du tronc cérébral activées par des collatérales des voies lemniscales, mais SCHEIBEL et SCHEIBEL (1958) n'ont pu mettre en évidence de telles collatérales avec des techniques histologiques. L'interaction des systèmes lemniscaux et extra-lemniscaux n'a pas été retrouvée à un étage sous-cortical (TORVIK, 1956 ; BOWSER, 1958 ; VALVERDE, 1961 ; BOWSER et al., 1968) et certaines données physiologiques suggèrent qu'un tel phénomène puisse se dérouler au niveau cortical (ALBE-FESSARD et FESSARD, 1963). Un contrôle cortical du réflexe d'éjection par l'intermédiaire des afférences lemniscales est toutefois à éliminer par suite de l'inefficacité des destructions du lemnie médian, du VPL et des aires somesthésiques corticales. Pour la même raison les fibres qui excitent la FRM à partir du VPL (ASCHER, 1965) ne peuvent être mises en cause.

Il paraît cependant important de souligner que le faisceau spino-cervico-thalamique qui intervient dans la réalisation du réflexe d'éjection chez la Brebis émet, contrairement aux fibres des faisceaux dorsaux, de nombreuses collatérales vers le cervelet (CAJAL, 1909 ; REXED et BRODAL, 1951), et l'olive inférieure (MORIN et THOMAS, 1955). Des observations plus récentes

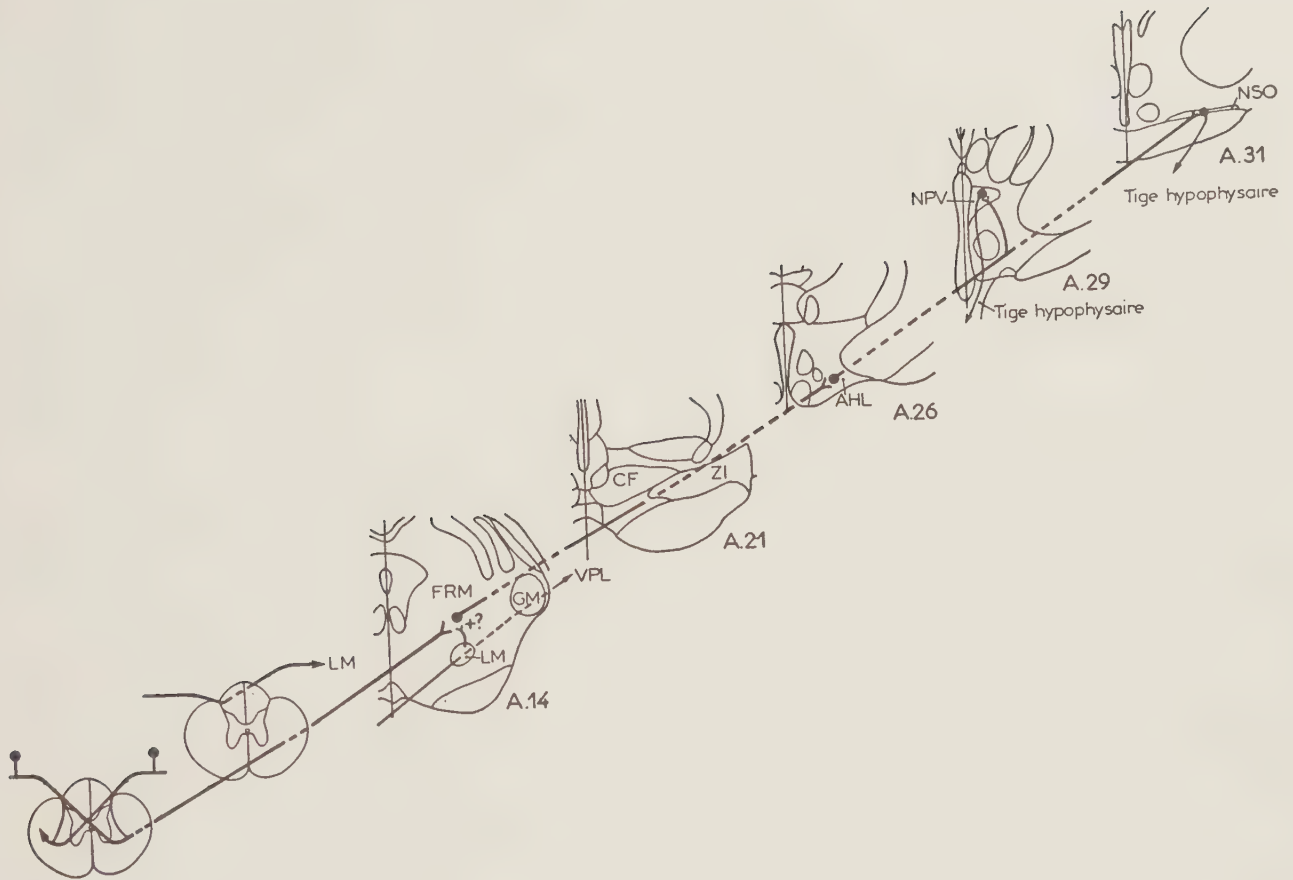


Fig. 72 - Trajet des voies d'origines mammaire et vaginale afférentes à la tige pituitaire.

Hypothèse d'un mode d'action possible des fibres spino-cervico-thalamiques sur la voie spino-réticulo-hypothalamique au moment du réflexe d'éjection du lait au cours de la traite : facilitation au niveau de la FRM.

(DENAVID, 1968) suggèrent l'existence de collatérales vers le subthalamus, le champ de Forel et l'hypothalamus postérieur. Or, c'est dans cette région que passent les fibres tegmento-hypothalamiques dont la lésion bloque les influx afférents à la tige pituitaire. En outre, de cette zone partent des voies descendantes extra-pyramidales qui peuvent contrôler les cellules d'origine des fibres spino-réticulaires.

Compte tenu de nos résultats expérimentaux et de l'organisation générale des systèmes sensoriels lemniscaux et extra-lemniscaux que nous connaissons, l'interaction de ces deux voies au cours du réflexe d'éjection peut se faire de la façon suivante :

- Interaction entre les voies ascendantes au niveau de la FRM (bien que des collatérales du faisceau spino-cervico-thalamique vers la FRM n'aient pas été clairement démontrées).

- Interaction entre les voies ascendantes au niveau subthalamique (à condition qu'il y ait des synapses axo-axoniques puisque les fibres réticulo-hypothalamiques n'y font pas de relais).

- Interaction descendante sur les cellules d'origine des fibres spino-réticulaires par des fibres provenant de structures sous-corticales qui seraient elles-mêmes excitées par des fibres spino-cervico-thalamiques ayant quitté le lemme médian avant le mésencéphale.

Avant de conclure, nous envisagerons ce que pourrait être un éventuel mode d'action des structures supra-diencephaliques.

II - LES STRUCTURES SUPRA-DIENCEPHALIQUES PEUVENT-ELLES MODIFIER LE REFLEXE D'EJECTION ?

Des lésions totales des structures amygdaliennes et septales ou de larges destructions des aires sensori-motrices du cortex, n'ont pas empêché

la réalisation du réflexe d'éjection au cours de la traite. En outre, les influx d'origine mammaire ou vaginale parviennent à la tige pituitaire sur des préparations thalamiques.

Ces résultats confirment les observations de BEYER et al. (1962), BEYER et MENA (1965), chez la Chatte, et de CROSS et SILVER (1961) chez la Lapine, pour lesquels les lésions du septum n'affectent pas le réflexe. Il en est de même après destruction des noyaux médians du thalamus (BEYER et al., 1962). Toutefois, si ces structures ne semblent pas indispensables et les peuvent avoir un certain rôle dans la réalisation du réflexe ou au cours de certains processus de conditionnement.

Nous avons vu précédemment (2ème Partie, Chapitre III) les données anatomiques qui justifiaient la recherche d'un contrôle supra-diencéphalique du réflexe d'éjection. A cela s'ajoutent les libérations d'hormones post-hypophysaires après la stimulation de ces structures ou des stimulations extéroceptives non mammaires.

1) LE SEPTUM

La stimulation du septum provoque une augmentation de pression intramammaire chez la Lapine (CROSS et SILVER, 1961) à laquelle s'ajoute une augmentation de pression artérielle (AULSEBROOK et HOLLAND, 1965, 1969 a). Il semble donc y avoir libération simultanée d'ocytocine et de vasopressine.

2) LES NOYAUX AMYGDALIENS

Des contractions utérines apparaissent chez la Lapine (KOIKEGAMI et al., 1954 ; SETEKLEIV, 1964) et la Chatte (SHEALEY et PEELE, 1957) après la stimulation de la région médiane. Par contre chez le Cobaye (TINDAL et al., 1967 a) il n'y a pas de modification de l'ocytocinémie.

Des augmentations de pression artérielle sont observées chez le Chat à partir du noyau cortico-médial (SLOTNIK et ROTHBALLER, 1964) et du quadrant dorso-médian (ROTHBALLER, 1966), sans aucun effet ocytocique apparent.

Pour AULSEBROOK et HOLLAND (1969 b) la stimulation du noyau basal latéral inhibe une libération d'ocytocine obtenue normalement par une autre stimulation centrale chez la Lapine.

Par contre, chez la Ratte la lésion des noyaux amygdaliens bloque le réflexe d'éjection (STUTINSKY et TERMINN, 1965) et fait disparaître les réponses des cellules hypothalamiques (noyau ventro-médian) à une stimulation vaginale (MARGHERITA et al., 1965 a,b).

3) LE CORTEX

La stimulation de plusieurs aires corticales est suivie d'un effet ocytocique ou vasopressique :

- Des contractions utérines sont provoquées à partir du cortex sensori-moteur chez la Lapine (SETEKLEIV, 1964) et du gyrus cingulaire chez la Chatte (BEYER et al., 1961).

- La pression intramammaire et la pression artérielle augmentent lorsque les électrodes se trouvent sur le cortex pré-limbique chez la Lapine (AULSEBROOK et HOLLAND, 1965, 1966, 1969 a).

- La teneur du sang en vasopressine est nettement accrue depuis l'aire pré-pyriforme (YOSHIDA et al., 1965) et le gyrus cingulaire (YOSHIDA et al., 1966).

- En outre les cellules du noyau supraoptique sont activées à partir du gyrus cingulaire (KOIZUMI et al., 1964).

Il est vraisemblable que l'iso-cortex puisse jouer un rôle au cours du réflexe d'éjection. En effet sa neutralisation par un dépôt de chlorure de potassium lève l'inhibition provoquée par un stress chez la Ratte (TALEISNIK et DEIS, 1964). De plus des phénomènes de conditionnement ont pu être observés dans différentes espèces domestiques (KOKORINA, 1966 - voir la revue de DENAMUR (1965) pour l'analyse des travaux antérieurs).

Enfin des stimuli extéroceptifs (visuels, auditifs ou olfactifs) peuvent inhiber le réflexe d'éjection (GROSVENOR et MENA, 1967).

Ces quelques faits expérimentaux soulignent bien que si la voie du réflexe d'éjection du lait n'emprunte pas les structures supra-diencéphaliques comme le montrent nos résultats, celles-ci interviennent sûrement dans divers mécanismes de contrôle.

CONCLUSION GENERALE

Les données expérimentales précédemment rapportées ont permis de tracer la voie du réflexe d'éjection schématisée sur la figure 72. Il s'agit de fibres spino-réticulo-hypothalamiques contrôlées par le système lemniscal. (Sur la figure 72, nous faisons l'hypothèse d'une facilitation au niveau de la formation réticulée mésencéphalique).

Au cours de l'exposé un certain nombre de discussions partielles ont servi à étayer les résultats et à les situer dans un contexte bibliographique. Aussi nous ne reviendrons pas sur ces différents points. Par contre, nous voudrions essayer de souligner les limites des méthodes d'investigation utilisées pour préciser les connaissances sur la physiologie et l'anatomie du réflexe neuro-endocrinien d'éjection du lait.

1) LA VOIE SPINO-RETICULO-HYPOTHALAMIQUE N'EST PAS UNE VOIE SPECIFIQUE et certaines structures nerveuses qui constituent le support anatomique des fibres d'origine mammaire ou vaginale afférentes à la tige pituitaire interviennent dans la régulation de nombreux comportements et dans le contrôle des sécrétions endocriniennes autres que l'ocytocine :

a) La formation réticulée mésencéphalique a été l'objet d'un nombre considérable de recherches depuis le travail fondamental de MORUZZI et MAGOUN (1949). Les résultats concernant la neuroendocrinologie sont consignés dans les ouvrages édités par JASPER et al., 1958 ; NALBANDOV, 1963 ; MARTINI et GANONG, 1966 ; MORGANE, 1966).

b) Les fibres tegmento-hypothalamiques et notamment le faisceau télencéphalique médian sont susceptibles d'intervenir dans plusieurs

mécanismes physiologiques. En effet la stimulation du faisceau télencéphalique médian provoque outre la libération d'ocytocine chez la Lapine (HOLLAND et al., 1963), l'éjaculation chez le Rat (MILLER, 1957). Son interruption entraîne, chez le Rat, la diminution des teneurs en monoamines des zones antérieures du cerveau (MOORE et al., 1965 ; GRABARITS et HARVEY, 1966 ; MOORE et HELLER, 1967), des troubles de la régulation minérale et hydrique (WOLF, 1967), des modifications de la réponse des gonades à la lumière (WURTMANN et al., 1967).

c) L'hypothalamus latéral est la structure qui reçoit la majorité des fibres tegmento-hypothalamiques. L'importance physiologique de ce carrefour est soulignée dans les ouvrages publiés par NALBANDOV (1963), MARTINI et GANONG (1966), MORGANE (1966), BROWN-GRANT et CROSS (1966), et la revue de GROSSMAN (1968).

d) Les noyaux supraoptiques et paraventriculaires constituent la voie finale du réflexe d'éjection. Cependant la lésion du noyau paraventriculaire modifie les sécrétions de MSH (TALEISNIK et al., 1967) et influence le fonctionnement des glandes thyroïdes et surrénaliennes (KOVACS et al., 1959). En outre les réponses aux stimulations périphériques des cellules de ces noyaux, comme celles des autres noyaux hypothalamiques, ne sont pas spécifiques (revue de CROSS et SILVER, 1966). Enfin, des cellules du noyau paraventriculaire partent des fibres qui gagnent directement la moelle cervicale et dont le rôle est inconnu (SZTEIN et al., 1967).

2) LES STIMULATIONS DE LA TETEE OU DE LA TRAITE entraînent outre les libérations d'ocytocine et de vasopressine (3ème Partie, Chapitre III), la décharge d'un certain nombre d'autres hormones telles que la prolactine (voir la revue de MEITES et NICOLL, 1966), l'ACTH (DENAMUR et al., 1965, chez la Chèvre), STH (GROSVENOR, 1964 ; SAR et MEITES, 1969 - chez la

Ratte) et MSH (TALEISNIK et ORIAS, 1966, chez la Ratte).

En outre COTES et CROSS (1954) constatent un accroissement de l'appétit des Rattes allaitantes. Bien que ce résultat n'ait pas été retrouvé par EDWARSON (1967), il est en accord avec les données classiques sur l'alimentation pendant la lactation des femelles domestiques productrices de lait (Vaches, Brebis et Chèvres). Enfin, sur ces dernières espèces la stimulation de la tétée ou de la traite déclenche la rumination (GRATCHEV, 1952).

L'absence de spécificité que l'on rencontre à tous les étages de la voie du réflexe d'éjection du lait ne rend-elle pas un peu utopique le désir de préciser davantage la localisation anatomique du trajet ? Ne risque-t-on pas ainsi de vouloir imiter les neurologues du siècle dernier qui cherchaient à localiser chaque fonction sur une aire corticale bien délimitée ?

NAUTA (1963) a imaginé le schéma de systèmes analyseurs - intégrateurs dans lesquels pourraient s'organiser les informations qui proviennent de la glande mammaire et gagnent la tige pituitaire. La formation réticulée mésencéphalique constitue le système de premier ordre qui envoie des influx vers l'hypothalamus, ceux-ci étant modulés par les systèmes analyseurs - intégrateurs de deuxième ordre (formation limbique) et de troisième ordre (formations thalamo-corticales). L'activation de la FRM n'étant pas spécifiquement en rapport avec la libération de l'ocytocine, c'est à ce niveau que pourrait intervenir le système lemniscal médullaire et notamment le faisceau spino-cervico-thalamique. On sait en effet depuis HEAD et HOLMES (1911) et de nombreux autres travaux depuis (voir POGGIO et MOUNTCASTLE, 1960), que le système lemniscal précise l'origine des influx qui parviennent par les fibres des colonnes antéro-latérales de la moelle épinière.

Le rôle du système de troisième ordre de NAUTA est sûrement très réduit dans le cas du réflexe d'éjection. Par contre, une autre modulation intervient très sûrement : l'équilibre endocrinien. En effet, alors que la dilatation vaginale provoque une libération d'ocytocine chez la Brebis en lactation, ROBERTS et SHARE (1968, 1969) constatent une diminution de l'ocytocinémie sur les brebis gestantes ou ayant reçu des injections de progestérone. En outre, l'activité des cellules hypothalamiques varie en fonction du taux des hormones sexuelles dans le sang (KAWAKAMI et SAWYER, 1959 ; BARRACLOUGH et CROSS, 1963 ; CROSS et SILVER, 1965 ; LAW et SACKETT, 1965 ; KAWAKAMI et TERASAWA, 1967 ; LINCOLN, 1967 ; LINCOLN et CROSS, 1967 ; RAMIREZ et al., 1966, 1967 ; RUF et STEINER, 1967 ; STEINER et al., 1968, 1969). Enfin, l'ocytocine agit au niveau de la FRM (KAWAKAMI et al., 1964) et de l'hypothalamus (KAWAKAMI et TERASAWA, 1967 ; KAWAKAMI et SAITO, 1969). Toutefois CROSS et DYER (1969) pensent que l'ocytocine n'influence pas l'activité des neurones hypothalamiques.

Nous voyons donc que les mécanismes d'analyse et d'intégration des influx qui sont à l'origine d'une libération d'ocytocine semblent particulièrement élaborés. Cette complexité constitue peut-être une explication partielle aux problèmes soulevés par les latences. Les potentiels évoqués dans la tige pituitaire ont une latence de 120 à 150 ms dont 90 ms pour le trajet FRM-tige pituitaire. Ceci est très important pour une liaison intra-cérébrale. En outre chez la Lapine AULSEBROOK et HOLLAND (1969 a) constatent que l'augmentation de pression intramammaire survient après une latence de 7 à 15 secondes pour une injection d'ocytocine dans la veine marginale de l'oreille, de 20 secondes après une stimulation thalamique, alors qu'elle devient supérieure à 30 secondes pour une stimulation mésencéphalique.

Nous avons fait des constatations similaires chez la Brebis : l'augmentation de la pression intramammaire apparaît 30 secondes après la stimulation de la tige pituitaire, au moins 40 secondes après la dilatation

vaginale, alors qu'après l'injection intraveineuse d'ocytocine le temps excède rarement 20 secondes. Nous ne possédons pour l'instant aucune base expérimentale qui puisse fournir une explication à ces données.

Les techniques macrophysiologiques que nous avons utilisées au cours des expériences précédemment rapportées sont insuffisantes pour obtenir des indications plus précises sur l'anatomo-physiologie du réflexe d'éjection du lait. Les nombreux problèmes que nous venons de résumer devront être abordés sous un angle différent.

RESUME

Ce travail a pour but de préciser l'anatomie et la physiologie des voies nerveuses du réflexe neuro-endocrinien d'éjection du lait chez la Brebis. Les raisons du choix de cette espèce comme animal expérimental sont exposées dans l'introduction. Notre exposé comprend trois parties :

1) Dans la première partie sont rapportés les résultats d'un certain nombre d'études préliminaires sur le système nerveux central du Mouton. Nous avons établi des données neurophysiologiques inexistantes sur cette espèce, données qui étaient indispensables pour entreprendre les recherches sur le réflexe d'éjection du lait ou pour interpréter certains résultats.

a) La réalisation d'un atlas stéréotaxique de l'encéphale a mis en évidence que la stéréotaxie est d'un usage commode chez le Mouton, à condition de prendre des animaux adultes, homogènes, donc de même race.

b) Les projections corticales des glandes mammaires (recherchées simultanément à celles des pattes et de la face) sont localisées sur deux foyers distincts :

. l'un est situé sur le gyrus ectosylvien (qui semble confondu avec le gyrus sylvien antérieur chez le Mouton). L'aire de représentation des afférences spinales est bien délimitée, et nous y avons remarqué une organisation somatotopique. Cette zone est assimilable à l'aire SII des Carnivores.

. l'autre est plus vaste et ses limites varient considérablement d'un animal à l'autre. Il se situe généralement sur la zone pré-cruciale (gyrus frontal). Il semble qu'on puisse

l'assimiler davantage à l'aire SIA (cortex pré-moteur) qu'à l'aire SI des Carnivores dont nous n'avons pas obtenu les réponses caractéristiques.

L'aire corticale comprise entre les deux zones de projections spinales est occupée par les afférences trigéminales. Il existe deux foyers ayant des projections bilatérales principalement ipsilatérales.

c) L'étude électrophysiologique des structures thalamiques a souligné l'importance du noyau ventral postéro-médian dans le complexe ventro-basal, ce noyau ne recevant en outre que des afférences de la face ipsilatérale. Une telle projection primaire non croisée au niveau thalamique semble caractéristique des Ruminants. Les noyaux de type associatif ont des activités électriques comparables à celles décrites pour d'autres espèces. Toutefois le noyau rouge extériorise une réponse complexe et longue (1 à 2 sec.) : un potentiel évoqué biphasique suivi de quatre phases successives d'inhibition et d'excitation.

d) Le faisceau spino-cervico-thalamique constitue une grande partie des afférences au noyau ventral postéro-latéral chez le Mouton.

2) Dans la deuxième partie sont exposés les résultats d'une étude électrophysiologique des voies d'origines mammaire et vaginale afférentes à la tige pituitaire.

Nous expliquons d'abord les raisons qui nous ont amené à choisir :

- des salves sur les nerfs inguinaux et saphènes et la dilatation vaginale comme stimulations périphériques ;

- l'activité électrique de la tige pituitaire et l'augmentation de la pression intramammaire comme signaux témoins de la libération d'ocytocine.

La nature, les caractéristiques et la signification des différentes activités recueillies dans la tige pituitaire sont discutées. Le plus souvent les réponses sont enregistrées à l'aide d'une électrode bipolaire concentrique implantée par stéréotaxie. Dans ces conditions les potentiels évoqués par la stimulation électrique des nerfs mammaires se caractérisent par une onde lente négative surmontée d'une forte activité de "pointes". L'amplitude de cette onde atteint rarement $50 \mu V$ et elle survient après une latence variant de 120 à 150 ms.

Les modifications de ces potentiels évoqués après la section de différents faisceaux médullaires, la stimulation et la lésion de structures centrales, ont montré que :

a) Au niveau spinal, les voies afférentes à la tige pituitaire empruntent des fibres spino-réticulaires.

b) Après avoir relayé dans la formation réticulée mésencéphalique, les influx gagnent l'hypothalamus par une voie essentiellement subthalamique. Ces fibres réticulo-hypothalamiques appartiennent au faisceau télencéphalique médian, ou à des fibres du faisceau longitudinal dorsal de Schütz et du pédoncule mamillaire qui rejoignent le premier. Elles constituent un système multisynaptique à conduction lente, la latence entre la FRM et la tige atteignant 90 ms.

c) Le rôle du thalamus semble très réduit.

d) Les voies ascendantes vers la tige pituitaire ne passent pas par les structures supra-diencéphaliques et nous n'avons pas pu mettre en évidence un éventuel rôle facilitant ou inhibant pour aucune de celles que nous avons étudiées (septum, amygdale et cortex).

Toutes les lésions qui ont entraîné la disparition des potentiels évoqués dans la tige pituitaire par la stimulation des nerfs mammaires, ont

également bloqué l'augmentation de la pression intramammaire après la dilatation vaginale.

3) Dans la troisième partie nous avons mis en évidence le rôle du système lemniscal médullaire dans la réalisation du réflexe d'éjection au cours de la traite mécanique.

L'enregistrement du débit du lait pendant la traite permet de mettre en évidence le réflexe d'éjection du lait sur des brebis vigiles.

a) Au niveau supra-médullaire, après la lésion des structures lemniscales mésencéphaliques et thalamiques, le réflexe d'éjection du lait existe normalement au cours de la traite.

La destruction des structures extra-lemniscals n'a pas d'effet spécifique : des lésions de petite taille n'apportent aucun résultat, alors que des coagulations plus étendues arrêtent la sécrétion du lait pour des causes non déterminées.

b) Au niveau spinal, la section des faisceaux dorsaux médullaires à l'étage thoracique supprime le réflexe d'éjection qui se déroule normalement après la même intervention sur la moelle cervicale. La section unilatérale (à la hauteur de la 12e vertèbre thoracique) a un effet strictement ipsilatéral.

Aucune de ces lésions n'empêche la libération d'ocytocine après la dilatation vaginale.

Ainsi les faisceaux dorsaux thoraciques et notamment le faisceau spino-cervico-thalamique, interviennent dans la réalisation du réflexe d'éjection du lait au cours de la traite. Toutefois les fibres indispensables n'accompagnent pas le lemme médian au-delà du mésencéphale.

Nous supposons que le rôle du système lemniscal consiste à faciliter le passage des influx d'origine mammaire empruntant la voie spino-réticulo-hypothalamique. Cette facilitation pourrait se produire par des collatérales au niveau de la formation réticulée mésencéphalique.

Aucune structure supra-diencéphalique ne semble indispensable à la réalisation du réflexe d'éjection du lait chez la Brebis. Il est cependant possible qu'elles interviennent dans des mécanismes de contrôle ou de conditionnement.

Une partie des résultats précédemment exposés a déjà fait l'objet des publications suivantes :

RICHARD Ph. - Atlas stéréotaxique du cerveau de Brebis. Ed. I.N.R.A. Paris, 1967.

RICHARD Ph., AUFFRAY P. & ALBE-FESSARD D. - Activités thalamiques évoquées par des stimulations somatiques chez le Mouton anesthésié au chloralose. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1967, 23 : 401-409.

RICHARD Ph. & URBAN I. - Mise en évidence du faisceau spino-cervico-thalamique chez le Mouton. C.r. hebdomadaire Séances Acad. Sci. sér. D, Paris, 1969, 268 : 115-117.

RICHARD Ph. - Rôle des afférences lemniscales et extra-lemniscales dans la libération d'ocytocine au cours du réflexe d'éjection du lait chez la Brebis. In "Colloque national de Neuroendocrinologie". C.N.R.S. Ed., Paris, 1969 (sous presse).

RICHARD Ph. - An electrophysiological study of the tracts which transmit impulses from the mammary glands to the pituitary stalk in the ewe. J. Endocr., 1970 (sous presse).

RICHARD Ph., URBAN I. & DENAMUR R. - The role of the dorsal tracts of the spinal cord and of the mesencephalic and thalamic lemniscal system in the milk-ejection reflex during milking in the ewe. J. Endocr., 1970 (sous presse).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABOOD L.G., KOKETSU K. & MIYAMOTO S. - Outflux of various phosphates during membrane depolarization of excitable tissues. Am. J. Physiol., 1962, 202 : 469-474.
- ADEY W.R. & MEYER M. - Hippocampal and hypothalamic connections of the temporal lobe in the monkey. Brain, 1952, 75 : 358-384.
- ADRIAN E.D. - Double representation of the feet in the sensory cortex of the cat. J. Physiol. (Lond.), 1940, 98 : 16-18 P.
- ADRIAN E.D. - Afferent discharges to the cerebral cortex from peripheral sense organs. J. Physiol. (Lond.), 1941, 100 : 159-190.
- ADRIAN E.D. - Afferent areas in the brain of ungulates. Brain, 1943, 66 : 89-103.
- AKERT K. & ANDY O.J. - Experimental studies on corpus mamillare and tegmento-mamillary system in the cat. Am. J. Physiol., 1955, 183 : 591.
- ALBE-FESSARD D. - Activité de projection et d'association du néo-cortex central des Mammifères. I.- Les projections primaires. J. Physiol. (Paris), 1957, 49 : 521-588.
- ALBE-FESSARD D. - Organisation of somatic central projections. In "Contribution to sensory physiology". Neff ed. Academic Press, New York, 1967, Vol. 2 : 101-176.
- ALBE-FESSARD D., ARFEL G. & GUIOT G. - Activités électriques caractéristiques de quelques structures chez l'Homme. Ann. Chir., 1963, 17 : 1185-1214.
- ALBE-FESSARD D., ARFEL G., GUIOT G., DEROME P., HERTZOG G., VOURE'H G., BROWN H., ALEONARD P., DE LA HERRAN J. & TRIGO J.C. - Electrophysiological studies of some deep cerebral structures in Man. J. neurol. Sci., 1966, 3 : 37-51.

- ALBE-FESSARD D. & BOWSHER D. - Responses of monkey thalamus to somatic stimuli under chloralose anesthesia. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1965, 19 : 1-15.
- ALBE-FESSARD D. & FESSARD A. - Thalamic integrations and their consequences at the telencephalic level. In "Progress in Brain Research". Vol. 1 : Brain mechanisms. Moruzzi G., Fessard A. & Jasper H.H. Eds - Elsevier Publishing Company, Amsterdam, 1963 : 115-148.
- ALBE-FESSARD D. & MASSION J. - Etude macro et microphysiologique des réponses évoquées dans le noyau rouge par des stimulations sensitivo-sensorielles. J. Physiol. (Paris), 1959 a, 51 : 385-386.
- ALBE-FESSARD D. & MASSION J. - Rôle de relais du cervelet dans l'activation d'origine sensitive des neurones magno-cellulaires du noyau rouge. C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. (Paris), 1959 b, 249 : 315-317.
- ALBE-FESSARD D., STUTINSKY F. & LIBOUBAN S. - Atlas stéréotaxique de l'encéphale du Rat - Ed. C.N.R.S., Paris, 1966.
- ANDERSON F.D. & BERRY C.M. - Degeneration studies of long ascending fiber systems in the cat brain stem. J. comp. Neurol., 1959, 111 : 195-229.
- ANDERSSON B. - Some observations on the neuro-hormonal regulation of milk-ejection. Acta physiol. scand., 1951 a, 23 : 1-7.
- ANDERSSON B. - The effect and localisation of electrical stimulation of certain parts of the brain in sheep and goats. Acta physiol. scand., 1951 b, 23 : 8-23.
- ANDERSSON B. - Further studies on the milk-ejection mechanisms in sheep and goats. Acta physiol. scand., 1951 c, 23 : 24-30.
- ANDERSSON B. & McCANN S.M. - Drinking, antidiuresis and milk-ejection from electrical stimulation within the hypothalamus of the goat. Acta physiol. scand., 1955 a, 35 : 191-201.
- ANDERSSON B. & McCANN S.M. - Hypothalamic control of water intake. J. Physiol. (Lond.), 1955 b, 129 : 44 P.
- ANDERSSON B., PERSSON N. & STRÖM L. - Functional localization as an aid to implantation of permanent electrodes into the hypothalamus of horned goats. Acta physiol. scand., 1960, 50 : 49-53.

- ANDERSSON S.A. - Projection of different spinal pathways to the second somatic sensory area in cat. Acta physiol. scand., 1962, 56, Suppl. 194 : 1-74.
- ARAI H. - Zur cytoarchitektonik des Thalamus der Ziege. Z. mikrosk.-anat. Forsch., 1939, 45 : 563-630.
- ARAI H. - Über des Thalamuskern des Rindes. Z. mikrosk. anat.-Forsch., 1941, 49 : 465-490.
- ASCHER P. - La réaction de sursaut du Chat anesthésié au chloralose. Thèse Fac. Sci. Paris, 1965, 123 p.
- AULSEBROOK L.H. & HOLLAND R.C. - Central inhibition of the neurohypophyseal system. Am. Ass. Anat. Meet., Miami, 1965.
- AULSEBROOK L.H. & HOLLAND R.C. - Neural correlates of differential release of neurohypophyseal hormones. Anat. Rec., 1966, 150 : 311.
- AULSEBROOK L.H. & HOLLAND R.C. - Central regulation of oxytocin release with and without vasopressin release. Am. J. Physiol., 1969 a, 216 : 818-829.
- AULSEBROOK L.H. & HOLLAND R.C. - Central inhibition of oxytocin release. Am. J. Physiol., 1969 b, 216 : 830-842.
- AVERILL R.L.W. - Hypothalamus and lactation. Brit. med. Bull., 1966, 22 : 261-265.
- AVERILL R.L.W. & PURVES H.D. - Differential effects of permanent hypothalamic lesions on reproduction and lactation in rats. J. Endocr., 1966, 26 : 463-477.
- AZZALI G., MACCHI G., CARRERAS M., DALLA ROSA V. & LECHI A. - Rhinencéphale et fonction neuro-endocrine : aspects structuraux de l'hypothalamus neurosécrétoire et du complexe endocrine après lésions rhinencéphaliques. Acta anat., 1966, 64 : 10-47.
- BAILE C.A., MAHONEY A.W. & MAYER J. - Placement of electrodes in the hypothalamus of goats. J. Dairy Sci., 1967, 50 : 576-578.
- BARRACLOUGH C.A. & CROSS B.A. - Unit activity in the hypothalamus of the cyclic female rat : effect of genital stimuli and progesterone. J. Endocr., 1963, 26 : 339-359.

- BAUCHOT R. - L'architecture comparée qualitative et quantitative du diencephale des Insectivores. Thèse Fac. Sci. Paris, 1962, 400 p.
- BECHTEREW W. - Über die Längsfaserzüge der Formatio reticularis medullae oblongatae et pontis. Neurol. Centralbl., 1885, 4 : 337-346.
- BELESLIN D., BISSET G.W., HALDAR J. & POLAK R.L. - The release of vasopressin without oxytocin in response to haemorrhage. Proc. Roy. Soc. B., 1967, 166 : 443-458.
- BELL G., SIERRA G., BUENDIA G. & SEGUNDO J.P. - Sensory properties of neurons in the mesencephalic reticular formation. J. Neurophysiol., 1964, 27 : 961-987.
- BENSON G.K. & FITZPATRICK R.J. - The neurohypophysis and the mammary gland. In "The pituitary gland". G.W. Harris and B.T. Donovan Eds, Butterworths, London, 1966, Vol. 3 : 414-452.
- BERRY C.M., KARL R.C. & HINSEY J.C. - Course of spino-thalamic and medial lemniscus pathways in cat and rhesus monkey. J. Neurophysiol., 1950, 13 : 149-156.
- BEYER C., ANGUIANO L.G. & MENA F. - Oxytocin release in response to stimulation of cingulate gyrus. Am. J. Physiol., 1961, 200 : 625-627.
- BEYER C. & MENA F. - Blockage of milk removal in the cat by periventricular diencephalic lesions. Am. J. Physiol., 1965, 208 : 585-588.
- BEYER C., MENA F., PACHECO P. & ALCARAZ M. - Blockage of lactation by brain stem lesions in the cat. Am. J. Physiol., 1962, 202 : 465-468.
- BISHOP G.H. - The relation of nerve fiber size to modality of sensation. In "Advances in Biology of Skin". Vol. 1 : Cutaneous innervation. Pergamon Press, London, 1960 a : 88-98
- BISHOP G.H. - The central paths of the afferent impulses from skin which arouse sensation. In "Advances in Biology of Skin". Vol. 1 : Cutaneous innervation. Pergamon Press, London, 1960 b : 99-111.
- BISSET G.W., HILTON S.M. & POISNER A.M. - Hypothalamic pathways for independant release of vasopressin and oxytocin. Proc. Roy. Soc. B., 1966, 166 : 422-442.

- BLEIER R. - The hypothalamus of the cat. A cytoarchitectonic atlas with Horsley-Clarke coordinates. Baltimore, U.S.A., John Hopkins Press, London, Oxford University Press, 1961, 109 p.
- BLEIER R., BARD P. & WOODS J.W. - Cytoarchitectonic appearance of the isolated hypothalamus of the cat. J. comp. Neurol., 1966, 128 : 255-312.
- BOWSHER D. - Termination of the central pain pathway in man : the conscious appreciation of pain. Brain, 1957, 80 : 606-622.
- BOWSHER D. - Projection of the gracile and cuneate nuclei in Macaca mulatta. An experimental degenerescence study. J. comp. Neurol., 1958, 110 : 135-155.
- BOWSHER D. - The termination of secondary somatosensory neurons within the thalamus of Macaca mulatta. An experimental degeneration study. J. comp. Neurol., 1961, 117 : 135-155.
- BOWSHER D. - The topographical projection of fibers from the antero-lateral quadrant of the spinal cord to the subdiencephalic brain stem in man. Msschr. Psychiat. Neurol., 1962, 143 : 75-99.
- BOWSHER D., MALLART A., PETIT D. & ALBE-FESSARD D. - A bulbar relay to the centre median. J. Neurophysiol., 1968, 31 : 288-300.
- BRODAL A. - Spinal afferents to the lateral reticular nucleus of the medulla oblongata in the cat. J. comp. Neurol., 1949, 91 : 259-295.
- BRODAL A. & ROSSI G.F. - Ascending fibers in brain stem reticular formation of cat. Arch. Neurol. Psychiat. (Chicago), 1955, 74 : 68-87.
- BROOKS C. Mc C., ISHIKAWA T., KOIZUMI K. & LU H.H. - Activity of neurons in the paraventricular nucleus of the hypothalamus and its control. J. Physiol. (Lond.), 1966, 182 : 217-231.
- BROOKS C. Mc C., USHIYAMA J. & LANGE G. - Reactions of neurons in or near the supraoptic nuclei. Am. J. Physiol., 1962, 202 : 487-490.
- BROWN-GRANT K. & CROSS B.A. - Recent studies on the hypothalamus. Book-reviews. Brit. med. Bull., 1966, 22 : 195-284.
- CAJAL S. Ramon y - Histologie du système nerveux de l'Homme et des Vertébrés. Vol. 1 - Maloine Ed., Paris, 1909.

- CARPENTER D., LUNDBERG A. & NORRSELL U. - Primary afferent depolarization evoked from the sensorimotor cortex. Acta physiol. scand., 1963, 59 : 126-142.
- CATALANO J.V. & LAMARCHE G. - Central pathways for cutaneous impulses in the cat. Am. J. Physiol., 1957, 189 : 141-144.
- CLARK B.J. & ROCHA E SILVA M. - Independant release of vasopressin by carotid occlusion. J. Physiol. (Lond.), 1966, 186 : 142-143 P.
- CLARK B.J. & ROCHA E SILVA M. - An afferent pathway for the selective release of vasopressin in response to carotid occlusion and haemorrhage in the cat. J. Physiol. (Lond.), 1967, 191 : 529-542.
- CLEGG M.T., SANTOLUCITO J.A., SMITH J.D. & CANONG W.F. - The effect of hypothalamic lesions on sexual behavior and oestrous cycles in the ewe. Endocrinology, 1958, 62 : 790-797.
- CLEVERLEY J.D., KNAGGS G.S., TINDAL J.S. & TURVEY A. - Blood milk-ejection activity after hypothalamic stimulation in the goat. J. Endocr., 1968, 42 : 609-610.
- COOPER S., DANIEL P.M. & WHITTERIDGE D. - Nerve impulses in the brainstem of the goat. Short latency responses obtained by stretching the extrinsic eye muscles and the jaw muscles. J. Physiol. (Lond.), 1953, 120 : 471-490.
- COTES P.M. & CROSS B.A. - The influence of suckling on food intake and growth of adult female rats. J. Endocr., 1954, 10 : 363-367.
- COWAN W.M., GUILLERY R.W. & POWELL T.P.S. - The origin of the mamillary peduncle and other hypothalamic connections from the midbrain. J. Anat. (Lond.), 1964, 98 : 345-363.
- COWIE A.T. & FOLLEY S.J. - Neurohypophyseal hormones and the mammary gland. In "Neurohypophysis". H. Heller Ed. - Butterworths, London, 1957 : 193-202.
- CROSBY E.C., HUMPHREY T. & LAUER E.W. - Correlative anatomy of the nervous system. Mac Millan and Co. New York, 1962, 731 p.
- CROSS B.A. - The posterior pituitary gland in relation to reproduction. Brit. med. Bull., 1955 a, 11 : 151-155.

- CROSS B.A. - The hypothalamus and the mechanism of sympathetico-adrenal inhibition of milk-ejection. J. Endocr., 1955 b, 12 : 15-28.
- CROSS B.A. - Neurohumoral mechanisms in emotional inhibition of milk-ejection. J. Endocr., 1955 c, 12 : 29-37.
- CROSS B.A. - The motility and reactivity of the oestrogenized rabbit uterus in vivo, with comparative observation on milk-ejection. J. Endocr., 1958, 16 : 237-260.
- CROSS B.A. - Neural control of lactation. In "Milk : The mammary gland and its secretion". Vol. 1 S.K. Kon & A.T. Cowie eds. Academic Press, New York, 1961 a : 229-277.
- CROSS B.A. - Neural control of oxytocin secretion. In "Oxytocin". R. Caldeyro-Barcia & H. Heller eds. Pergamon Press, New York. 1961 b : 24-27.
- CROSS B.A. - Neural control of oxytocin secretion. In "Neuroendocrinology". Vol. 1 L. Martini & W.F. Ganong eds. Academic Press, New York. 1966 : 217-259.
- CROSS B.A. & DYER R.G. - Does oxytocin influence the activity of hypothalamic neurons ? J. Physiol. (Lond.), 1969, 203 : 70-71 P.
- CROSS B.A. & GREEN J.D. - Activity of single neurons in the hypothalamus : effect of osmotic and other stimuli. J. Physiol. (Lond.), 1959, 148 : 554-569.
- CROSS B.A., NOVIN D. & SUNDSTEN J.W. - Antidromic activation of neurons in the paraventricular nucleus by stimulation in the neural lobe of the pituitary. J. Physiol. (Lond.), 1969, 203 : 68-70 P.
- CROSS B.A. & SILVER I.A. - Données non publiées citées par B.A. Cross, 1961 b.
- CROSS B.A. & SILVER I.A. - Effect of luteal hormone on the behaviour of hypothalamic neurons in pseudopregnant rats. J. Endocr., 1965, 31 : 251-263.
- CROSS B.A. & SILVER I.A. - Electrophysiological studies on the hypothalamus. Brit. med. Bull., 1966, 22 : 254-260.

- DANIEL A.R. & LEDERIS K. - Release of neurohypophyseal hormones in vitro. J. Physiol. (Lond.), 1967, 190 : 171-187.
- DEBACKERE M. & PEETERS G. - The influence of vaginal distension on milk-ejection and diuresis in the lactating cow. Arch. int. Pharmacodyn., 1960 a, 123 : 462-471.
- DEBACKERE M. & PEETERS G. - Le mécanisme de l'éjection du lait par distension vaginale chez le Mouton. Arch. int. Pharmacodyn., 1960 b, 126 : 486-488.
- DE GROOT J. - The rat forebrain in stereotaxic coordinates. Verh. Akad. Wet. Amst., 1959, 40 p.
- DENAMUR R. - The hypothalamo-neurohypophyseal system and the milk-ejection reflex. Dairy Sci. Abstr., 1965, 27 : 193-224, 263-280.
- DENAMUR R. & MARTINET J. - Enervation de la mamelle et lactation chez la Brebis et la Chèvre. C.r. Séanc. Soc. Biol., 1954, 148 : 833-836.
- DENAMUR R. & MARTINET J. - Les stimuli nerveux mammaires sont-ils nécessaires à l'entretien de la lactation chez la Chèvre ? C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. (Paris), 1959 a, 248 : 743-746.
- DENAMUR R. & MARTINET J. - Entretien de la lactation chez la Chèvre après section de la moelle épinière et sympathectomie lombaire. C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. (Paris), 1959 b, 248 : 860-862.
- DENAMUR R. & MARTINET J. - Le rôle du système nerveux de la glande mammaire dans l'entretien de la lactation. Arch. Sci. physiol., 1959 c, 13 : 271-352.
- DENAMUR R. & MARTINET J. - Physiological mechanisms concerned in the maintenance of lactation in the goat and sheep. Nature (Lond.), 1965, 185 : 252-253.
- DENAMUR R., STOLIAROFF M. & DESCLIN J. - Effets de la traite sur l'activité corticotrope hypophysaire des petits Ruminants en lactation. C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. (Paris), 1965, 260 : 3175-3178.
- DENAVIT M. - Zone subthalamique intervenant dans le comportement de veille et de sommeil. Etude des afférences sensorielles qui l'activent. Thèse Fac. Sci. (Paris), 1968, 158 p.

- DENNIS B.J. & KERR D.I.B. - An afferent system in the central tegmental fasciculus. Austr. J. exp. Biol. Med. Sci., 1961, 39 : 43.
- DICKER S.E. - Release of vasopressin and oxytocin from isolated pituitary glands of adult and new-born rats. J. Physiol. (Lond.), 1966, 185 : 429-444.
- DIEPEN R.B. - The hypothalamic nuclei and their ontogenic development in ungulates (ovis aries). Diss. Amsterdam, 1941, 97 p.
- DILLY P.N., WALL P.D. & WEBSTER K.E. - Cells of origin of the spino-thalamic tract in the cat and rat. Expl. Neurol., 1968, 21 : 550-562.
- DOUGLAS W.W., ISHIDA A. & POISNER A.M. - The effect of metabolic inhibitors on the release of vasopressin from the isolated neurohypophysis. J. Physiol. (Lond.), 1965, 181 : 753-759.
- DREIFUSS J.J., MURPHY J.T. & GLOOR P. - Contrasting effects of two identified amygdaloid efferents pathways on single hypothalamic neurons. J. Neurophysiol., 1968, 31 : 237-248.
- DUSSARDIER M. - Recherches sur le contrôle bulbaire de la motricité gastrique chez les Ruminants. Thèse Fac. Sci. (Paris), 1960, 196 p.
- DYBALL R.E.J. & KOIZUMI K. - Electrical activity in the supraoptic and paraventricular nuclei associated with neurohypophyseal hormone release. J. Physiol. (Lond.), 1969, 201 : 711-722.
- EAYRS J.T. & BADDELEY R.R. - Neural pathways in lactation. J. Anat. (Lond.), 1956, 90 : 161-171.
- EDWARSON J.A. - Neuroendocrine regulation of appetite during lactation. Acta endocr., 1967, 56, Suppl. 119 : 106.
- EGGER D. - Responses of hypothalamic neurons to electrical stimulation in the amygdala and the hypothalamus. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1967, 23 : 6-15.
- ELEFThERIOU B.E. & ZOLOVICK A.J. - The forebrain of the Deermouse in stereotaxic coordinates. Agric. Exp. Stat. Kansas State Univ. Agric. and Appl. Sci. (Tech. Bull. 146), 1965 : 20 p.
- ELISEEV A.P. & PAVLOV G.N. - Etude anatomique et histologique de l'innervation du pis chez la Vache et la Chèvre. Trud. Inst. Fiziol. I.P. Pavlova, 1955, 4 : 136-144.

- ELY F. & PETERSEN W.E. - Factors involved in the ejection of milk. J. Dairy Sci., 1941, 24 : 211-223.
- EMMERS R. - Organization of the first and the second somesthetic regions (SI and SII) in the rat thalamus. J. comp. Neurol., 1965, 124 : 215-229.
- FATT P. & KATZ B. - Spontaneous local activity at the nerve-muscle junction. J. Physiol. (Lond.), 1951, 114 : 16 P.
- FIFKOVA E. & MARSAKA J. - In "Electrophysiological methods in biological research". Holubar J., Ipser J. & Zachar J. eds., 2nd edit. Publishing house of the Czechoslovakian Acad. Sci. Prague. 1962 : 427 p.
- FITZPATRICK R.J. - On oxytocin and uterine function. In "The neurohypophysis". H. Heller ed. Butterworths, London. 1957 : 203-217.
- FITZPATRICK R.J. - The reactivity of the ruminant uterus to posterior pituitary hormones. J. comp. Path. Therap., 1960, 70 : 36-58.
- FOX C.A. - The mamillary peduncle and ventral tegmental nucleus in the cat. J. comp. Neurol., 1941, 75 : 411-425.
- FOX C.A. - The stria terminalis, longitudinal association bundle and pre-commissural fornix fibers in the cat. J. comp. Neurol., 1943, 79 : 277-295.
- GAINES W.L. - A contribution to the physiology of lactation. Am. J. Physiol. 1915, 38 : 285-312.
- GARDNER E. & HADDAD B. - Pathways to the cerebral cortex for afferent fibers from the hind leg of the cat. Am. J. Physiol., 1953, 172 : 475-482.
- GARDNER E. & MORIN F. - Projections of fast afferents to the cerebral cortex of monkey. Am. J. Physiol., 1957, 189 : 152-158.
- GARDNER E. & NOER H. - Projections of afferent fibers from muscles and joints to the cerebral cortex of the cat. Am. J. Physiol., 1952, 168 : 437-441.
- GETZ B. - The terminations of spino-thalamic fibers in the cat as studied by the method of terminal degeneration. Acta anat., 1952, 16 : 271-290.

- GINSBURG M. - Molecular aspects of neurohypophyseal hormone release. Proc. Roy. Soc. B., 1968, 170 : 27-36.
- GINSBURG M., JAYASENA K. & THOMAS P.J. - Preparations and properties of porcine neurophysin and the influence of calcium on the hormone neurophysin complex. J. Physiol. (Lond.), 1966, 184 : 387-401.
- GINSBURG M. & SMITH M.W. - The fate of oxytocin in male and female rats. Brit. J. Pharmacol. Chemoth., 1959, 14 : 327-338.
- GLOOR P. - Amygdala. In "Handbook of Physiology". Section I, Vol. II, Ch. LVIII. Field J., Magoun H.W. & Hall V.E. eds. Waverly Press Inc., Baltimore. 1959 : 1395-1420.
- GORDON G. & JUKES M.G.M. - An investigation of cells in the lateral cervical nucleus of the cat which respond to stimulation of the skin. J. Physiol. (Lond.), 1963, 169 : 28-29 P.
- GRABARITS F. & HARVEY J.A. - The effects of reserpine on behavior and on brain concentrations of serotonin and norepinephrine in control rats and rats with hypothalamic lesions. J. Pharmac. expl. Ther., 1966, 153 : 401-411.
- GRATCHEV I.I. - Liaison réflexe entre la glande mammaire et le tube digestif (en Russe). Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R., 1952, 84 : 397.
- GROSSMAN S.P. - Hypothalamic and limbic influences on food intake. Fed. Proc., 1968, 27 : 1349-1360.
- GROSVENOR C.E. - Effect of suckling upon growth hormone (STH) concentration in the lactating rat. Physiologist, 1964, 7 : 150.
- GROSVENOR C.E. & MENA F. - Effect of auditory, olfactory and optic stimuli upon milk-ejection and suckling induced release of prolactin in lactating rats. Endocrinology, 1967, 80 : 840-846.
- GUILLERY R.W. - Degeneration in the post-commissural fornix and the mamillary peduncle of the rat. J. Anat. (Lond.), 1956, 90 : 350-370.
- GUILLERY R.W. - Degeneration in the hypothalamic connexions of the albino rat. J. Anat. (Lond.), 1957, 91 : 91-115.
- GUILLERY R.W. - Afferent fibers to the dorsomedial thalamic nucleus in the cat. J. Anat. (Lond.), 1959, 93 : 403-419.

- GWYN D.G. & WALDRON H.A. - A nucleus in the dorsolateral funiculus of the spinal cord of the rat. Brain Res., 1968, 10 : 342-351.
- GWYN D.G. & WALDRON H.A. - Observations on the morphology of a nucleus in the dorsolateral funiculus of the spinal cord of the guinea-pig, rabbit, ferret and cat. J. comp. Neurol., 1969, 136 : 233-236.
- HA H., KITAI S.T. & MORIN F. - The lateral cervical nucleus of the raccoon. Expl. Neurol., 1965, 11 : 441-450.
- HA H. & LIU C.N. - An anatomical investigation on the lateral cervical nucleus of the cat. Anat. Rec., 1961, 139 : 234.
- HA H. & LIU C.N. - Spinal afferents to lateral cervical nucleus and their terminals. Anat. Rec., 1962, 142 : 237-238.
- HA H. & LIU C.N. - Organisation of the spino-cervico-thalamic system. J. comp. Neurol., 1966, 127 : 445-470.
- HA H. & MORIN F. - Comparative anatomical observations of the cervical nucleus (nucleus cervicalis lateralis) of some Primates. Anat. Rec., 1964, 148 : 374-375.
- HAARTSEN A.B. & VERHAART W.J.C. - Cortical projections to brain stem and spinal cord in the goat by way of the pyramidal tract and the bundle of Bagley. J. comp. Neurol., 1967, 129 : 189-202.
- HALL E.A. - Efferent connexions of the basal and lateral nuclei of the amygdala in the cat. Am. J. Anat., 1963, 113 : 139-151.
- HALLER E.W., SACHS H., SPERELAKIS N. & SHARE L. - Release of vasopressin from isolated guinea-pig posterior pituitaries. Am. J. Physiol., 1965, 209 : 79-83.
- HAMMOND J. - The physiology of milk and butterfat secretion. Vet. Rec., 1936, 16 : 519-535.
- HARDY J. - Electrophysiologie de l'hypophyse humaine. Adénohypophysectomie sélective par voie trans-sphénoïdale. Un. méd. Canada, 1965 a, 94 : 308-312.
- HARDY J. - Electrophysiology of the human hypophysis. Can. med. Ass. J., 1965 b, 92 : 866-867.

- HARDY J. - Activité électrique de la neurohypophyse humaine. Un. méd. Canada, 1966 a, 95 : 586-592.
- HARDY J. - Electrical activity of the human neurohypophysis. Can. med. Ass. J., 1966 b, 94 : 665.
- HARRIS G.W. - "Neural control of the pituitary gland". Edwards Arnold Ltd, London. 1955, 298 p.
- HARRIS G.W. - The central nervous system, neurohypophysis and milk-ejection. Proc. Roy. Soc. B., 1958, 149 : 336-353.
- HEAD H. & HOLMES G. - Sensory disturbances from cerebral lesions. Brain, 1911, 34 : 102-254.
- HERRICK C.J. & BISHOP G.H. - A comparative survey of the spinal lemniscus systems. In "Reticular formation of the brain". Jasper H.H. et al. eds. Little, Brown and Co., Boston. 1958 : 353-364.
- HOFFMAN G. - Atlas vom Hinstamm des Meerschweinchens. S. Hirzel Verlag, Leipzig, 1957 : 75 p.
- HOLLAND R.C., WOODS W.H. & AULSEBROOK L.H. - Brain stem afferents to paraventricular and supraoptic nuclei. Anat. Rec., 1963, 145 : 241.
- HOLMES E.G. & FRASER F.J. - An attempt to produce hyperphagia in sheep by electrical damage to the hypothalamus. Aust. J. Biol. Sci., 1965, 18 : 345-352.
- HOLMQUIST B., LUNDBERG A. & OSCARSSON O. - Supraspinal inhibitory control of transmission in three ascending spinal pathways influenced by the flexion reflex afferents. Arch. ital. Biol., 1960, 98 : 60-80.
- HORN G. - Habituation of the response to the sensory stimuli of neurons in the brain stem of the rabbits. Nature, 1964, 202 : 296-298.
- HORSLEY V. & CLARKE R.H. - The structure and function of the cerebellum examined by a new method. Brain, 1908, 31 : 45-124.
- INGELBRECHT P. - Influence du système nerveux central sur la mamelle lactante chez le Rat blanc. C.r. Séanc. Soc. Biol., 1935, 120 : 1369-1371.
- INGRAM W.R., HANNETT F.I. & RANSON S.W. - The topography of the nuclei of the diencephalon of the cat. J. comp. Neurol., 1932, 55 : 333-394.

- ISHIKAWA T., KOIZUMI K. & BROOKS C. Mc C. - Electrical activity recorded from the pituitary stalk of the cat. Am. J. Physiol., 1966 a, 210 : 427-431.
- ISHIKAWA T., KOIZUMI K. & BROOKS C. Mc C. - Activity of supraoptic nucleus neurons of the hypothalamus. Neurology, 1966 b, 16 : 101-106.
- IZQUIERDO I. & MERLO A.B. - Potentials evoked by stimulation of the medial forebrain bundle in rats. Expl. Neurol., 1966, 14 : 144-159.
- JASPER H.H. & AJMONE-MARSAN C. - A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat. Nat. Res. Council Canada (Ottawa), 1954 : 71 p.
- JASPER H.H., PROCTOR L.D., KNIGHTON R.S., NOSHAY W.C. & COSTELLO R.T. - "Reticular formation of the brain". Little, Brown and Co., Boston. 1958 : 766 p.
- JIMENEZ-CASTELLANOS J. - Thalamus of the cat in Horsley-Clarke coordinates. J. comp. Neurol., 1949, 91 : 307-330.
- JOHNSON T.N. - An experimental study of the fornix and hypothalamo-
segmental tracts in the cat. J. comp. Neurol., 1965, 125 : 29-40.
- KAWAKAMI M. & SAITO H. - Unit activity in the hypothalamus of the cat : effect of genital stimuli, luteinizing hormone and oxytocin. Jap. J. Physiol., 1967, 17 : 466-486.
- KAWAKAMI M. & SAITO H. - The analysis of inter-spike interval fluctuation of hypothalamic unit activity in response to luteinizing hormone and oxytocin. Jap. J. Physiol., 1969, 19 : 243-259.
- KAWAKAMI M. & SAWYER C.H. - Neuroendocrine correlates of changes in brain activity thresholds by sex steroids and pituitary hormones. Endocrinology, 1959, 65 : 652-658.
- KAWAKAMI M., SETO K., TERASAWA E. & YOSHIDA K. - Mechanisms in the limbic system controlling reproductive functions of the ovary with special reference to the positive feedback of progesterin to the hippocampus. In "Progress in Brain Research". Vol. 27. Adey W.R. & Tokizane T. eds. Elsevier Publish. Co., Amsterdam, 1967 : 69-102.
- KAWAKAMI M. & TERASAWA E. - Differential control of sex hormone and oxytocin upon evoked potentials in the hypothalamus and midbrain reticular formation. Jap. J. Physiol., 1967, 17 : 65-93.

- KAWAKAMI M., TERASAWA E. & KAWACHI J. - Studies on the oxytocin sensitive component in the reticular activating system. Jap. J. Physiol., 1964, 14 : 104-121.
- KITAI S. & HA H. - The dog's cervical nucleus, anatomical and microelectrode studies. Anat. Rec., 1964, 148 : 301-302.
- KLÜVER A. & BARRERA E. - Method for the combined staining of cells and fibers in the nervous system. J. Neuropath. clin. Neurol., 1953, 12 : 400-403.
- KOIKEGAMI H., YAMADA T. & USUI K. - Stimulation of amygdaloid nuclei and periamygdaloid cortex with special reference to its effect on uterine movements and ovulation. Folia psychiat. neurol. jap., 1954, 8 : 7-31.
- KOIZUMI K. & ISHIKAWA T. - Electrical activity recorded from the pituitary stalk of the cat. Physiologist, 1964, 7 : 182.
- KOIZUMI K., ISHIKAWA T. & BROOKS C. Mc C. - Control of activity of neurons in the supraoptic nucleus. J. Neurophysiol., 1964, 27 : 878-892.
- KOKORINA E.P. - Le rôle du cortex cérébral dans la stimulation et l'inhibition de la fonction motrice des glandes mammaires (en Russe). Izv. Akad. Nauk. Ser. Biol. S.S.S.R., 1966, 31 : 240-253.
- KORN H. & RICHARD Ph. - Participation des faisceaux spino-cervico-thalamiques et néo-spino-thalamiques à la transmission des messages vers le cortex orbitaire du Chat. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1968, 24 : 514-531.
- KOVACS S., LISSAK K. & ENDRÖCZI E. - Effect of the lesion of paraventricular nucleus on the function of the pituitary, thyroid, adrenal cortex and gonadal systems. Acta physiol. Hung., 1959, 15 : 137-144.
- KRIEG W.J.S. - Accurate placement of minute lesions in the brain of the albino rat. Quart. Bull. Northwest. Univ. Med. Sch., 1946, 20 : 199-208.
- KRÜGER L. & ALBE-FESSARD D. - Distribution of responses to somatic afferent stimuli in the diencephalon of the cat under chloralose anesthesia. Expl. Neurol., 1960, 2 : 442-467.
- KUPERMAN A.S., VOLPERT W.A. & OKAMOTO M. - Release of adenine nucleotide from nerve axons. Nature, 1964, 204 : 1000-1001.

- KUYPERS H.G.J.M. - An anatomical analysis of cortico-bulbar connexions to the pons and lower brain stem in the cat. J. Anat. (Lond.), 1958, 92 : 198-218.
- LABUSSIÈRE J. - Relation entre le niveau de production laitière des brebis et leur aptitude à la traite. XVIIe Congr. Int. Laiterie. Sect. A1, Munich. 1966 : 43-51.
- LABUSSIÈRE J. & MARTINET J. - Description de deux appareils permettant le contrôle automatique des débits de lait au cours de la traite à la machine. Ann. Zootech., 1964, 13 : 199-212.
- LABUSSIÈRE J., MARTINET J. & DENAMUR R. - The influence of the milk-ejection reflex on the flow rate during the milking of ewes. J. Dairy Res., 1969, 36 : 191-201.
- LANDGREN S., NORDWALL A. & WENGSTROM C. - The location of the thalamic relay in the spino-cervico-lemniscal path. Acta physiol. scand., 1965, 65 : 164-175.
- LAW O.T. & SACKETT G.P. - Hypothalamic potentials in the female rat evoked by hormones and by vaginal stimulation. Neuroendocrinology, 1965, 1 : 31-44.
- LIBOUBAN S. - Etude électrophysiologique des structures cérébrales du Rat blanc. Comparaison avec les structures homologues du Chat et du Singe. Thèse Fac. Sci. (Paris), 1964, 99 p.
- LIM R.K.S., LIU Chan-Nao & MOFFITT R.L. - A stereotaxic atlas of the dog's brain. C.C. Thomas Publisher, Springfield, Ill. U.S.A., 1960, 93 p.
- LINCOLN D.W. - Unit activity in the hypothalamus, septum and preoptic area of the rat : characteristics of spontaneous activity and the effect of oestrogen. J. Endocr., 1967, 37 : 177-189.
- LINCOLN D.W. & CROSS B.A. - Effect of oestrogen on the responsiveness of neurons in the hypothalamus, septum and preoptic area of rats with light-induced persistent oestrus. J. Endocr., 1967, 37 : 191-203.
- LINZELL J.L. - Some observations on the contractile tissue of the mammary glands. J. Physiol. (Lond.), 1955, 130 : 257-267.

- LINZELL J.L. - The innervation of the mammary glands in the sheep and goat with some observations on the lumbo-sacral autonomic nerves. Quart. J. expl. Physiol., 1959, 44 : 160-176.
- LINZELL J.L. - Transplantation of mammary glands. Nature (Lond.), 1960, 188 : 596-598.
- LINZELL J.L. - Some effects of denervating and transplanting mammary glands. Quart. J. expl. Physiol., 1963, 48 : 34-60.
- LUND R.D. & WEBSTER K.E. - Thalamic afferents from the spinal cord and trigeminal nuclei. J. comp. Neurol., 1967, 130 : 313-328.
- LUNDBERG A., NORRSELL U. & VOORHOEVE P. - Effect from the sensorimotor cortex on ascending spinal pathways. Acta physiol. scand., 1963, 59 : 462-473.
- LUNDBERG A. & OSCARSSON O. - Three ascending spinal pathways in the dorsal part of the lateral funiculus. Acta physiol. scand., 1961, 51 : 1-16.
- LUPARELLO T.J., STEIN M. & PARK C.D. - A stereotaxic atlas of the hypothalamus of the guinea-pig. J. comp. Neurol., 1964, 122 : 201-217.
- MAC LARDY T. - Observations on the fornix of the monkey. II.- Fibers study. J. comp. Neurol., 1955, 103 : 327-343.
- M ALLART A. & PETIT D. - Afférences non spécifiques conduites par les collatérales spinales des voies longues des cordons postérieurs. J. Physiol. (Paris), 1963, 55 : 291-292.
- MANNEN H. & SEKI Y. - Quelques résultats d'observations de la partie supérieure de la moelle cervicale. Anatomie comparée (en Japonais). Psychiat. Neurol. Jap., 1958, 60 : 441-448. (Cités par Mizuno et al., 1967).
- MARGHERITA G., ALBRITTON D., MAC INNES R., HAYWARD I. & GORSKI R. - Activation of ventro-medial hypothalamus and amygdala by means of vaginal and other peripheral stimuli. Anat. Rec., 1965 a, 151 : 382.

- MARGHERITA G., ALBRITTON D., MAC INNES R., HAYWARD J. & GORSKI R. - Electroencephalographic changes in ventro-medial hypothalamus and amygdala induced by vaginal and other peripheral stimuli. Expl. Neurol., 1965 b, 13 : 96-108.
- MARK R.F. & STEINER J. - Cortical projections of impulses in myelinated cutaneous afferent nerve fibers of the cat. J. Physiol. (Lond.), 1958, 142 : 544-562.
- MARTINI L. & GANONG W.F. - "Neuroendocrinology". Academic Press, New York. 1966. 2 Vol.
- MARSHALL W.H., WOOLSEY C.N. & BARD P. - Observations on cortical somatic sensory mechanisms of cat and monkey. J. Neurophysiol., 1941, 4 : 1-25.
- MASSION J. - Contribution à l'étude de la régulation cérébelleuse du système extra-pyramidal. Masson & Co., Paris. 1961 : 206 p.
- MASSION J. - The mammalian red nucleus. Physiol. Rev., 1967, 47 : 383-436.
- MASSION J. & ALBE-FESSARD D. - Caractéristiques différentielles des réponses aux stimulations sensorielles des deux parties du noyau rouge. C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. (Paris), 1959, 248 : 3747-3749.
- MASSION J. & ALBE-FESSARD D. - Etude macro et microphysiologique des réponses évoquées par la stimulation sensorielle dans la partie magnocellulaire du noyau rouge, chez le chat non anesthésié. J. Physiol. (Paris), 1960 a, 52 : 171-172.
- MASSION J. & ALBE-FESSARD D. - Etude macro et microphysiologique des relations entre le noyau interpositus du cervelet et le noyau rouge. Arch. int. Physiol. Biochim., 1960 b, 68 : 392-395.
- MASSION J., ANGAUT P. & ALBE-FESSARD D. - Activités évoquées chez le Chat dans la région du nucleus ventralis lateralis par diverses stimulations sensorielles. I. - Etude macrophysiologique. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1965, 19 : 433-451.
- MASSION J. & DORMONT J.F. - Localisation spinale et bulbaire des voies afférentes de la somesthésie vers le noyau ventral latéral du thalamus chez le Chat. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1966, 21 : 437-451.

- MEESEN H. & OLSZEWSKI J. - A cytoarchitectonic atlas of the rhombencephalon of the rabbit. S. Karger ed., Bâle, 1949 : 52 p.
- MEHLER W.R. - The mammalian "pain tract" in phylogeny. Anat. Rec., 1957, 127 : 332.
- MEHLER W.R., FEFERMAN M.E. & NAUTA W.J.H. - Ascending axons degeneration following antero-lateral chordotomy in the monkey. Anat. Rec., 1956, 124 : 332-333.
- MEHLER W.R., FEFERMAN M.E. & NAUTA W.J.H. - Ascending axons degeneration following antero-lateral chordotomy. An experimental study in the monkey. Brain, 1960, 83 : 718-750.
- MEITES J. & NICOLL C.S. - Adenohypophysis : Prolactin. Ann. Rev. Physiol., 1966, 28 : 57-88.
- MELZACK R. & WALL P.D. - A gate control system modulates sensory input from the skin before it evokes pain perception and responses. Pain mechanisms : a new theory. Science, 1965, 150 : 971-979.
- MENA F. & BEYER C. - Effect of spinal cord lesions on milk-ejection in the rabbit. Endocrinology, 1968, 83 : 615-617.
- MIKITEN T.M. & DOUGLAS W.W. - Effect of Ca and other ions on ADH release from rat neurohypophysis stimulated electrically "in vitro". Nature, (Lond.), 1965, 207 : 302.
- MILLER N.E. - Experiments on motivation. Science, 1957, 126 : 1271-1278.
- MILLS E. & WANG S.C. - Liberation of antidiuretic hormone : location of ascending pathways. Am. J. Physiol., 1964, 207 : 1399-1404.
- MIZUNO N., NAKANO K., IMAIZUMI M. & OKAMOTO M. - The lateral cervical nucleus of the japanese monkey (Maccaca fuscata). J. comp. Neurol., 1967, 129 : 375-384.
- MONNIER M. & GANGLOFF H. - Rabbit brain research. Atlas et technique stéréotaxique pour le cerveau du lapin éveillé. Elsevier & Co., Amsterdam. 1961 : 76 p.
- MOORE R.Y. & HELLER A. - Monoamine levels and neuronal degeneration in rat brain following lateral hypothalamic lesions. J. Pharmacol. expl. Therap., 1967, 156 : 12-22.

- MOORE R.Y., WONG S.L.R. & HELLER A. - Regional effects of hypothalamic lesions on brain serotonin. Archs. Neurol. (Chicago), 1965, 13 : 346-354.
- MOREST D.K. - Connexions of the dorsal tegmental nucleus in rat and rabbit. J. Anat. (Lond.), 1961, 95 : 229-246.
- MORGANE P.J. - "Neural regulation of food and water intake". New York Acad. Sci. Symp., 1967.
- MORIN F. - An experimental study of the hypothalamic connexions in the guinea-pig. J. comp. Neurol., 1950, 92 : 193-214.
- MORIN F. - Afferent projections to the midbrain tegmentum and their spinal course. Am. J. Physiol., 1953, 172 : 483-496.
- MORIN F. - A new spinal pathway: for cutaneous impulses. Am. J. Physiol., 1955, 183 : 245-252.
- MORIN F. & CATALANO J.V. - Central connections of a cervical nucleus (nucleus cervicalis lateralis) of the cat. J. comp. Neurol., 1955, 103 : 17-32.
- MORIN F. & GARDNER E.D. - Spinal pathways for touch in the cat. Fed. Proc., 1955, 14 : 337.
- MORIN F., SCHWARTZ H.G. & O'LEARY J.L. - Experimental study of the spino-thalamic and related tracts. Acta psychiat. scand., 1951, 26 : 371-397.
- MORIN F. & THOMAS L.M. - Spino-thalamic fibers and tactile pathways in cat. Anat. Rec., 1955, 121 : 344.
- MORUZZI G. & MAGOUN H.W. - Brain stem reticular formation and activation of the E.E.G. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1949, 1 : 455-475.
- MOUNTCASTLE V.B. & HENNEMAN E. - Pattern of tactile representation in thalamus of cat. J. Neurophysiol., 1949, 12 : 85-100.
- MOUNTCASTLE V.B. & HENNEMAN E. - The representation of tactile sensibility in the thalamus of the monkey. J. comp. Neurol., 1952, 97 : 409-440.

- MURPHY J.T., DREIFUSS J.J. & GLOOR P. - Topographical differences in the responses of single hypothalamic neurons to limbic stimulation. Am. J. Physiol., 1968, 214 : 1443-1453.
- NALBANDOV A.V. - "Advances in neuroendocrinology". University of Illinois Press, Urbana. 1963 : 525 p.
- NAUTA W.J.H. - Hippocampal projections and related neural pathways to the midbrain in the rat. Brain, 1958, 81 : 319-341.
- NAUTA W.J.H. - Fibre degeneration following lesions of the amygdaloid complex in the monkey. J. Anat., 1961, 95 : 515-531.
- NAUTA W.J.H. - Neural associations of the amygdaloid complex in the monkey. Brain, 1962, 85 : 505-520.
- NAUTA W.J.H. - Central nervous organisation and the endocrine motor system. In "Advances in neuroendocrinology". A.V. Nalbandov ed. University of Illinois Press, Urbana. 1963 : 5-21.
- NAUTA W.J.H. & KUYPERS H.G.J.M. - Some ascending pathways in the brainstem reticular formation. In "Reticular formation of the brain". Jasper H.H. et al. eds. Little, Brown and Co., Boston, Mass., 1958 : 3-30.
- NEIL D. - The projections of afferent pathways on the thalamus of the rat. J. comp. Neurol., 1965, 124 : 377-390.
- NIGGLI-STOKAR U. - Faseranalyse der Euternerven und die Nervenendformationen in der Zitzenhaut des Rindes. Acta anat., 1961, 46 : 104-126.
- NORRSELL U. - An evoked potential study of spinal pathways projecting to the cerebral somatosensory area in dog. Expl. Brain Res., 1966, 2 : 261-268.
- NORRSELL U. & VOORHOEVE P. - Tactile pathways from the hindlimb to the cerebral cortex in cat. Acta physiol. scand., 1962, 54 : 9-17.
- NORRSELL U. & WOLPOW E.R. - An evoked potentials study of different pathways from the hindlimb to the somatosensory areas in the cat. Acta physiol. scand., 1966, 66 : 19-33.
- NOUGIER M. - Etude des projections des lèvres sur le cortex cérébral du Mouton par la technique des potentiels évoqués. D.E.S. Fac. Sci. (Marseille), 1963 : 43 p.

- OLSZEWSKI J. - The thalamus of the "Macaca mulatta". S. Karger, Bâle. 1952 : 93 p.
- OSCARSSON O. & ROSEN I. - Short latency projection to the cat's cerebral cortex from skin and muscle afferents in the contralateral forelimb. J. Physiol. (Lond.), 1966, 182 : 164-184.
- OSWALDO-CRUZ E. & KIDD C. - Functional properties of neurons in the lateral cervical nucleus of the cat. J. Neurophysiol., 1964, 27 : 1-14.
- OSWALDO-CRUZ E. & ROCHA-MIRANDA C.E. - The diencephalon of the opossum in stereotaxic coordinate. I.- The epithalamus and dorsal thalamus. J. comp. Neurol., 1967, 129 : 1-38.
II.- The ventral-thalamus and hypothalamus. J. comp. Neurol., 1967, 129 : 39-48.
- OTT I. & SCOTT J.C. - The action of infundibulin upon the mammary secretion. Proc. Soc. expl. Biol. Med., 1910, 8 : 48-49.
- PAGE K.M. - A stain for myelin using solochrome cyanin. J. Med. Lab. Tech., 1965, 22 : 224-226.
- PAPEZ J.W. - The nucleus of the mamillary peduncle. Anat. Rec., 1932, 52 : 72-73.
- PERL E.R. & WHITLOCK D.G. - Somatic stimuli exciting spino-thalamic projections to thalamic neurons in cat and monkey. Expl. Neurol., 1961, 3 : 256-296.
- POGGIO G.F. & MOUNTCASTLE V.B. - A study of the functional contribution of the lemniscal and spino-thalamic systems to somatic sensibility. Johns Hopk. Hosp. Bull., 1960, 106 : 266-316.
- POISNER A.M. & DOUGLAS W.W. - ATP induced release of ADH from isolated neurosecretory granules. Fed. Proc., 1968 a, 27 : 752.
- POISNER A.M. & DOUGLAS W.W. - A possible mechanism of release of posterior pituitary hormones involving adenosine triphosphate and an adenosine triphosphatase in the neurosecretory granules. Mol. Pharmacol., 1968 b, 4 : 531-540.
- POPOVICI D.G. - Rôle de l'hypothalamus dans la régulation de la fonction motrice de la glande mammaire (en Russe). Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R. 1958, 121 : 186-189.

- POPOVICI D. G. - The neurophysiology of the milk-ejection reflex. Rev. Biol. (Bucarest), 1963, 8 : 71-81.
- POWELL E. W. - Corticolimbic interrelations revealed by the evoked potential and degeneration technique. Expl. Neurol., 1964, 10 : 463-474.
- POWELL E. W. - Septal efferents in the cat. Expl. Neurol., 1966, 14 : 328-337.
- POWELL E. W. & RORIE D. K. - Septal projections to nuclei functioning in oxytocin release. Am. J. Anat., 1967, 120 : 605-610.
- PRIBRAM K. H., LENNOX M. A. & DUNSMORE R. H. - Some connections of the orbito-frontal-temporal, limbic and hippocampal areas of Macaca mulatta. J. Neurophysiol., 1950, 13 : 127-135.
- PUBOLS B. H. & PUBOLS L. M. - Somatic sensory representation in the thalamic ventrobasal complex of the Virginia Opossum. J. comp. Neurol., 1966, 127 : 19-33.
- RADFORD H. M. - The effects of hypothalamic lesions on reproductive activity in sheep. J. Endocr., 1967, 39 : 415-422.
- RAMIREZ V. D., WHITMOYER D. I., KOMISARUK B. R. & SAWYER C. H. - Effects of hormones and vaginal stimulation on E.E.G. and hypothalamic unit activity in the rat. Fed. Proc., 1966, 25 : 191.
- RAMIREZ V. D., KOMISARUK B. R., WHITMOYER D. I. & SAWYER C. H. - Effects of hormones and vaginal stimulation on the E.E.G. and hypothalamic units in rats. Am. J. Physiol., 1967, 212 : 1376-1384.
- RAO G. S., BREAZILE J. E. & KITCHELL R. L. - Distribution and termination of spinoreticular afferents in the brain stem of sheep. J. comp. Neurol., 1969, 137 : 185-196.
- REINOSO-SUAREZ F. - Topographischer Hirnatlas der Katze für experimental physiologische Untersuchungen. Merck ed., Darmstadt, 1961.
- REXED B. & BRODAL A. - The nucleus cervicalis lateralis. A spino-cerebellar relay nucleus. J. Neurophysiol., 1951, 14 : 399-407.
- REXED B. & STRÖM G. - Afferent nervous connections of the lateral cervical nucleus. Acta physiol. scand., 1952, 25 : 219-229.

- RICHARDSON K.C. - Contractile tissues in the mammary gland with special reference to myoepithelium in the goat. Proc. Roy. Soc. B., 1949, 136 : 30-45.
- ROBERTS J.S. & SHARE L. - Effect of vaginal distension on oxytocin titers in plasma of lactating, cycling and pregnant ewes. Fed. Proc., 1968, 27 : 270.
- ROBERTS J.S. & SHARE L. - Effects of progesterone and estrogen on blood levels of oxytocin during vaginal distension. Endocrinology, 1969, 84 : 1076-1081.
- ROSE J.E. - A cytoarchitecture study of the sheep cortex. J. comp. Neurol., 1942 a, 76 : 1-55.
- ROSE J.E. - The thalamus of the sheep : cellular and fibrous structure and comparison with pig, rabbit and cat. J. comp. Neurol., 1942 b, 77 : 469-523.
- ROSE J.E. & MOUNTCASTLE V.B. - The thalamic tactile region in rabbit and cat. J. comp. Neurol., 1952, 97 : 441-490.
- ROSE M. - Das Zwischenhirn des Kaninchens. Mem. Acad. Pol. Sci. Leit., sér. B, 1935 : 108 p.
- ROSSI G.F. & BRODAL A. - Terminal distribution of spinoreticular fibers in the cat. Arch. Neurol. Psychiat., 1957, 78 : 439-453.
- ROTHBALLER A.B. - Pathways of secretion and regulation of posterior pituitary factors. Res. Publs. Ass. Res. Nerv. Ment. Dis. Endocr. Central Nervous System, 1966, 43 : 86-131.
- RUF K. & STEINER F.A. - Steroid sensitive single neurons in rat hypothalamus and midbrain : identification by microelectrophoresis. Science, 1967, 156 : 667-669.
- SAR M. & MEITES J. - Effect of suckling on pituitary release of prolactin, GH, and TSH in post-partum lactating rats. Neuroendocrinology, 1969, 4 : 25-31.
- SAWYER C.H., EVERETT J.W. & GREEN J.D. - The rabbit diencephalon in stereotaxic coordinates. J. comp. Neurol., 1954, 101 : 801-824.

- SHÄFER E.A. - On the effect of pituitary and corpus luteum extracts on the mammary gland on the human subject. Quart J. expl. Physiol., 1913, 6 : 17-19.
- SCHALTENBRAND G. & BAILLEY P. - Introduction to stereotaxic with an atlas of the human brain (3 vol.). Georg Thieme Verlag, Stuttgart ; Grune & Stratton Inc., New York, 1959.
- SCHEIBEL M.E. & SCHEIBEL A.B. - Structural substrates for integrative patterns in the brain stem reticular core. In "Reticular formation of the brain". H.H. Jasper et al. eds. Little, Brown & Co., Boston. 1958 : 31-55.
- SEKI Y. - Some aspects of the comparative anatomy of the spinal cord (en Japonais). Recent advances in research of the nervous system (Tokyo), 1962, 6 : 908-924. (Cité par Mizuno et al., 1967).
- SEKI Y. - Comparative anatomical studies on the lateral cervical nucleus (en Japonais). Acta anat. nippon., 1965, 40 (Suppl. 5) : 4. (Cité par Mizuno et al., 1967).
- SETEKLEIV J. - Uterine motility of the oestrogenized rabbit : V.- Response to brain stimulation. Acta physiol. scand., 1964, 62 : 313-322.
- SHEALEY C.N. & PEELE T.L. - Studies on amygdaloid nucleus of cat. J. Neurophysiol., 1957, 20 : 125-139.
- SIGG E.B. & SHOPIRO T.D. - Evoked and spontaneous potentials in the pituitary gland. Physiologist, 1961, 4 : 110.
- SIMPSON L.L. - Review Article : The role of calcium in neurohumoral and neurohormonal extrusion processes. J. Pharm. Pharmac., 1968, 20 : 889-910.
- SLOTNICK B.M. & ROTHBALLER A.B. - Vasopressin release following stimulation of limbic forebrain structures in the cat. Fed. Proc., 1964, 23 : 150.
- SMITH V.R. - "Physiology of lactation". 5ie ed. Iowa State University Press, Ames. 1959 :291 p.
- SNIDER R.S. & LEE J.C. - A stereotaxic atlas of the monkey brain. University of Chicago ed., Chicago, 1961.

- SNIDER R.S. & NIEMER W.T. - A stereotaxic atlas of the cat brain. University of Chicago ed., Chicago, 1961.
- STARZL T.E., TAYLOR C.W. & MAGOUN H.W. - Ascending conduction in reticular activating system with special reference to the diencephalon. J. Neurophysiol., 1951 a, 14 : 461-477.
- STARZL T.E., TAYLOR C.W. & MAGOUN H.W. - Collateral afferent excitation of reticular formation of brain stem. J. Neurophysiol., 1951 b, 14 : 478-496.
- STEINER F.A., PIERI L. & KAUFMAN L. - Effects of dopamine and ACTH on steroid sensitive single neurons in the basal hypothalamus. Experientia, 1968, 24 : 1133-1134.
- STEINER F.A., RUF K. & AKERT K. - Steroid sensitive neurons in rat-brain anatomical localization and responses to neuro-humors and ACTH. Brain Res., 1969, 12 : 74-85.
- STUTINSKY F. & TERMINN Y. - Effers des lésions du complexe amygdalien sur le réflexe d'éjection du lait chez la Ratte. J. Physiol. (Paris), 1965, 57 : 279-280.
- SUDA I., KOIZUMI K. & BROOKS C. Mc C. - Study of unitary activity in the supraoptic nucleus of the hypothalamus. Jap. J. Physiol., 1963, 13 : 374-385.
- SZENTAGOTHAJ J. - Atlas stéréotaxique de l'encéphale de Cobaye (en Hongrois). In "A kiserleti orvostudomány vizsgálo módszerei". Akadémiai-kiado, Budapest, 1957 : 22-125.
- SZENTAGOTHAJ J. - Discussion of Oscarsson. In "Progress in brain research". Vol. 12 : Physiology of spinal neurons. J.C. Eccles & J.P. Schadé eds. Elsevier, Amsterdam. 1964 : 177.
- SZTEIN S., WELENTO J. & MILART Z. - Centres of efferent tracts of the brain stem in the sheep. Anat. Anz., 1967, 121 : 29-37.
- TALEISNIK S. & DEIS R.P. - Influence of cerebral cortex in inhibition of oxytocin release induced by stressful stimuli. Am. J. Physiol., 1964, 207 : 1394-1398.
- TALEISNIK S., DE OLMOS J., ORIAS R. & TOMATIS M.E. - Effect of hypothalamic lesions on pituitary melanocyte-stimulating hormone. J. Endocr., 1967, 39 : 485-492.

- TALEISNIK S. & ORIAS R. - Pituitary melanocyte-stimulating hormone (MSH) after suckling stimulus. Endocrinology, 1966, 78 : 522-526.
- TAUB A. & BISHOP P.O. - The spinal cervical tract : dorsal column linkage, conduction velocity, primary afferent spectrum. Expl. Neurol., 1965, 13 : 1-21.
- THORN N.A. - In vitro studies of the release mechanism for vasopressin in rats. Acta endocrinol. (Copenh.), 1966, 53 : 644-654.
- TINDAL J.S. - The forebrain of the guinea-pig in stereotaxic coordinates. J. comp. Neurol., 1965, 124 : 259-266.
- TINDAL J.S. - Studies on the neuroendocrine control of lactation. In "Reproduction in the female mammal". G.E. Lamming & E.C. Amoroso eds. Butterworths, London, 1966 : 79-109.
- TINDAL J.S., KNAGGS G.S. & TURVEY A. - Studies on the ascending path of the milk-ejection reflex in the brain of the guinea-pig. J. Endocr., 1967 a, 37 : xli.
- TINDAL J.S., KNAGGS G.S. & TURVEY A. - The afferent path of the milk-ejection reflex in the brain of the guinea-pig. J. Endocr., 1967 b, 38 : 337-349.
- TINDAL J.S., KNAGGS G.S. & TURVEY A. - The forebrain of the goat in stereotaxic coordinates. J. Anat. (Lond.), 1968 a, 103 : 457-469.
- TINDAL J.S., KNAGGS G.S. & TURVEY A. - Preferential release of oxytocin from the neurohypophysis after electrical stimulation of the afferent path of the milk-ejection reflex in the brain of the guinea-pig. J. Endocr., 1968 b, 40 : 205-214.
- TINDAL J.S., KNAGGS G.S. & TURVEY A. - The afferent path of the milk-ejection reflex in the brain of the rabbit. J. Endocr., 1969, 43 : 663-671.
- TORVIK A. - Afferent connection of the sensory trigeminal nuclei, the nucleus of the solitary tract and adjacent structures. An experimental study in the rat. J. comp. Neurol., 1956, 106 : 51-142.
- TORVIK A. - The ascending fibers from the main sensory trigeminus nucleus. Am. J. Anat., 1957, 100 : 1-15.

- TRACZYK W. & PRZEKOP F. - Methods of investigation of hypothalamus and pituitary activity in sheep in chronic experiments. Acta physiol. pol., 1963, 14 : 227-236.
- TRUEX R., TAYLOR M. & SMYTHE M. - The lateral cervical nucleus of the human spinal cord. Anat. Rec., 1968, 160 : 443.
- TSAKHAEV G.A. - Problème de la régulation réflexe de l'éjection du lait (en Russe). Trud. Inst. Fiziol. I.P. Pavlova, 1955, 4 : 5-16.
- TVERSKOY G.B. - Sécrétion du lait chez les Chèvres après section totale de la moelle épinière (en Russe). Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R., 1958, 123 : 1137-1139.
- VALVERDE F. - Reticular formation of the pons and medulla oblongata. A Golgi study. J. comp. Neurol., 1961, 116 : 71-100.
- VERHAART W.T.C. - The tractus trigeminalis of Wallenberg. Acta psychiat. scand., 1954, 29 : 269-279.
- VERHAART W.T.C. - A stereotaxic atlas of the brainstem of the cat. Van Gorcum ed., Assen, 1964.
- VERHAART W.T.C. & BUSCH H.F.M. - Wallenberg's tract. The fasciculus tegmentalis dorso-lateralis and Forel's fasciculi tegmentalis. Acta anat., 1960, 40 : 41-58.
- WALL P.D. - Cord cells responding to touch, damage and temperature of skin. J. Neurophysiol., 1960, 23 : 197-210.
- WALL P.D. - Two transmission systems for skin sensation. In "Sensory Communication". W.A. Rosenblith ed., M.I.T. Press, Cambridge, Mass., 1961 : 475-495.
- WALL P.D. - Control of impulses at the first central synapse. IBRO Bull., UNESCO ed., 1964, 3 : 70.
- WALL P.D. & TAUB A. - Four aspects of trigeminal nucleus and a paradox. J. Neurophysiol., 1962, 25 : 110-126.
- WELKER W.I. & JOHNSON J.I. - Correlation between nuclear morphology and somatotopic organization in ventrobasal complex of the Raccoon's thalamus. J. Anat. (Lond.), 1965, 99 : 761-790.

- WENDT R. & ALBE-FESSARD D. - Sensory responses of the amygdala with special reference to somatic afferent pathways. In "Physiologie de l'Hippocampe". Congr. int. C.N.R.S. Vol. 107, Paris, 1962 : 171-200.
- WHITLOCK D.G. & PERL E.R. - Afferent projections through ventro-lateral funiculi to thalamus of cat. J. Neurophysiol., 1959, 23 : 133-148.
- WHITLOCK D.G. & PERL E.R. - Thalamic projections of spinothalamic pathways in monkey. Expl. Neurol., 1961, 3 : 240-255.
- WINKLER C. & POTTER A. - An anatomical guide to experimental research on the rabbit's brain. W. Werluys ed., Amsterdam, 1911.
- WOLBARSH M.L., MAC NICHOL E.F. & WAGNER H.G. - Glass insulated platinum microelectrodes. Science, 1960, 132 : 1309-1310.
- WOLF G. - Hypothalamic regulation of sodium intake : relations to preoptic and tegmental function. Am. J. Physiol., 1967, 213 : 1433-1438.
- WOLF G. & SUTIN J. - Fiber degeneration after lateral hypothalamic lesions in the rat. J. comp. Neurol., 1966, 127 : 137-156.
- WOODS W.H., HOLLAND R.C. & POWELL E.W. - Connections of cerebral structures functioning in neurohypophyseal hormone release. Brain Res., 1969, 12 : 26-46.
- WOOLSEY C.N. & FAIRMAN D. - Contralateral, ipsilateral and bilateral representation of cutaneous receptors in somatic areas I and II of the cerebral cortex of pig, sheep and other mammals. Surgery, 1946, 19 : 684-702.
- WURTMAN R.J., AXELROD J., CHU E.W., HELLER A. & MOORE R.Y. - Medial forebrain bundle lesions : blockade of effects of light on rat gonads and pineal. Endocrinology, 1967, 81 : 509-514.
- YAMAGUCHI Y. & KRAUTHAMER G. - Inhibition d'activités corticales associatives par la stimulation de l'écorce cérébrale. C.r. hebdomadaire Séances Acad. Sci. (Paris), 1966, 262 : 1013-1015.
- YOKOYAMA A., HALASZ B. & SAWYER C.H. - Effect of hypothalamic deafferentation on lactation in rats. Proc. Soc. exp. Biol. Med., 1967, 125 : 623-626.

YOSHIDA S., IBAYASHI H., MURAKAWA S. & NAKAO K. - Cerebral control of secretion of antidiuretic hormone : Effect of electrical stimulation of the prepyriform area on the neurohypophysis in the dog. Endocrinology, 1965, 77 : 597-601.

YOSHIDA S., IBAYASHI H., MURAKAWA S. & NAKAO K. - Cerebral control of antidiuretic hormone release : Effect of electrical stimulation of the medial aspect of the dog brain. Endocrinology, 1966, 79 : 871-874.

ZYO K., OKI T. & BAN T. - Experimental studies on the medial forebrain bundle, medial longitudinal fasciculus and supraoptic decussations in the rabbit. Med. J. Osaka University, 1963, 13 : 193-239.

TABLE DES MATIERES

	Pages
INTRODUCTION	1
EXPOSE GENERAL DES TECHNIQUES ET METHODES UTILISEES	7
I - Utilisation de la méthode stéréotaxique chez les Ovins.	
Etablissement d'un atlas	9
1) L'appareil	9
2) Repérage des structures	11
3) Contrôle des résultats obtenus	11
II - Expériences d'enregistrements électrophysiologiques	12
A - Expérimentation en stéréotaxie sur brebis chloralosées	12
1) Préparation des animaux	12
2) Enregistrement de l'activité nerveuse	14
3) Enregistrement des pressions	16
4) Techniques de stimulation	16
5) Techniques de lésion	18
B - Cas particuliers	19
1) Les préparations thalamiques	19
2) Implantation d'électrodes dans la tige pituitaire par la voie paralaryngée	20
III - Lésions de certaines structures centrales sur des animaux ayant un réflexe d'éjection au cours de la traite	21
1) Mise en évidence du réflexe d'éjection	21
2) Protocole expérimental	21
3) Les interventions chirurgicales	22
IV - Les techniques de contrôle	24
1) Contrôles électrophysiologiques	24
2) Contrôles histologiques	25

PREMIERE PARTIE

ETUDE SUR LE SYSTEME NERVEUX CENTRAL DU MOUTON

CHAPITRE I - ATLAS STEREOTAXIQUE DU CERVEAU DE BREBIS	29
I - Présentation de l'encéphale	30
1) Morphologie externe	30
2) Variabilité des structures internes entre animaux	31
3) Causes des variations	32
II - Résultats des contrôles	33
1) Contrôle histologique	33
2) Contrôle électrophysiologique	33
III - Discussion	34
1) Validité de la méthode stéréotaxique chez les Ovins ..	34
2) Considérations anatomiques	35
Abréviations - Nomenclature	36
CHAPITRE II - CARACTERISTIQUES DES PRINCIPALES PROJECTIONS CORTICALES CHEZ LE MOUTON	43
I - Projections trigéminales	43
II - Projections d'origine spinale	44
1) Aire I	44
2) Aire II	45
III - Discussion	46
1) Organisation du cortex somesthésique	46
2) Particularité des projections mammaires	47
CHAPITRE III - CARACTERISTIQUES DES PRINCIPALES PROJECTIONS SOUS-CORTICALES CHEZ LE MOUTON	49
I - Relais primaires somatiques (noyau ventral postérieur)	49
II - Noyaux recevant des afférences provenant de territoires périphériques très étendus	50
1) Complexe centre médian - parafasciculé	50
2) Noyau ventral latéral	51

3) Noyau ventral antérieur	52
4) Noyau réticulé du thalamus	52
5) Noyaux paracentral et central latéral	52
6) Noyaux thalamiques divers	52
7) Région subthalamique : zone incertaine	53
8) Formation réticulée du mésencéphale	53
9) Noyau rouge	53
III Discussion	54
<u>CHAPITRE IV</u> - MISE EN EVIDENCE DU FAISCEAU SPINO-CERVICO- THALAMIQUE	59
I - Rappel d'anatomie comparée et description du faisceau chez le Chat..	59
II - Mise en évidence chez le Mouton	60
III - Discussion	61
<u>Conclusions générales sur la première partie</u>	63

DEUXIEME PARTIE

ETUDE ELECTROPHYSIOLOGIQUE DES VOIES AFFERENTES A LA TIGE PITUITAIRE RESPONSABLES DE LA LIBERATION D'OCYTOCINE

<u>CHAPITRE I</u> - CHOIX ET DEFINITION DES METHODES D'ETUDE	67
I - L'augmentation de la pression intramammaire et les stimulations nerveuses	67
1) Effet de quelques stimulations périphériques	68
2) Effet des stimulations centrales	69
3) Discussion	70
II - L'activité électrique du système hypothalamo- neurohypophysaire..	72
A - Caractéristiques des potentiels recueillis dans la tige pituitaire avec des électrodes bipolaires concentriques	72
1) Dans la partie proximale avec approche stéréotaxique..	72
2) Dans la partie proximale avec approche ventrale	74
3) Dans la partie distale de la tige pituitaire	74

B - Enregistrement à l'aide de microélectrodes	75
C - Discussion	76
1) Caractéristiques des réponses	76
2) Intérêt des potentiels unitaires enregistrés dans la tige pituitaire	78
3) Signification fonctionnelle des potentiels recueillis dans la tige pituitaire	79
<u>CHAPITRE II - LES VOIES D'ORIGINES MAMMAIRE ET VAGINALE AFFERENTES A LA TIGE PITUITAIRE</u>	83
I - Niveau spinal	83
1) Les voies sont bilatérales mais surtout contralatérales ..	83
2) Les faisceaux dorsaux ne sont pas nécessaires à la transmission des influx vers la tige pituitaire.....	83
3) Les voies sont localisées de façon diffuse dans les parties latérales et ventrales de la moelle épinière....	84
II - Niveau mésencéphalique	84
1) Le système lemniscal ne semble pas intervenir	84
2) Rôle de la formation réticulée mésencéphalique	85
III - Niveau diencephalique	86
1) Le rôle du thalamus semble mineur	86
2) Importance de la zone subthalamique et périmamillaire.	87
IV - Discussion	90
1) La voie spino-réticulaire	90
2) Les voies tegmento-hypothalamiques	92
<u>CHAPITRE III - LES VOIES AFFERENTES A LA TIGE PITUITAIRE PASSENT-ELLES PAR DES STRUCTURES SUPRA-DIENCEPHA- LIQUES ?</u>	97
I - Rappel succinct d'anatomie	97
II - Les résultats	98
1) Le septum	98
2) Le cortex	98
3) L'amygdale	99
Conclusions de la deuxième partie	101

TROISIEME PARTIE

EFFETS DE CERTAINES LESIONS DU SYSTEME NERVEUX CENTRAL SUR LE REFLEXE D'EJECTION DU LAIT AU COURS DE LA TRAITE

<u>CHAPITRE I - EFFETS DES LESIONS DU SYSTEME SENSORIEL</u>	
<u>LEMNISCAL</u>	105
I - Destruction des aires corticales somesthésiques, des noyaux ventraux postéro-latéraux du thalamus et des lemnisques médiants mésencéphaliques	105
II - Section des faisceaux dorsaux de la moelle épinière	106
1) Section bilatérale des faisceaux dorsaux	106
2) Section unilatérale du faisceau dorsal en Th12	106
<u>CHAPITRE II - EFFETS DES LESIONS DE QUELQUES STRUCTURES</u>	
<u>EXTRA-LEMNISCALES</u>	109
I - Lésions sur le trajet des voies ascendantes vers la tige pituitaire	109
1) Au niveau mésencéphalique	109
2) Au niveau diencéphalique	110
II - Lésions de certaines structures supra-diencéphaliques	111
1) Le septum	111
2) Les noyaux amygdaliens	111
<u>CHAPITRE III - DISCUSSION SUR LE SYSTEME NERVEUX ET LE</u>	
<u>REFLEXE D'EJECTION DU LAIT</u>	113
I - Les voies ascendantes du réflexe d'éjection du lait	114
1) Au niveau spinal	114
2) Au niveau supra-spinal	114
3) Les résultats divergents au niveau spinal	117
4) Comment intégrer ces résultats dans une hypothèse cohérente sur les voies nerveuses	
du réflexe d'éjection du lait ?	118
II - Les structures supra-diencéphaliques peuvent-elles modifier le réflexe d'éjection ?	121

1) Le septum	122
2) Les noyaux amygdaliens	122
3) Le cortex	123
CONCLUSION GENERALE	125
RESUME	131
BIBLIOGRAPHIE	137

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Vu et approuvé

Paris, le ... 8 Janvier 19..70

Le Doyen de la Faculté des Sciences
de Paris

Marc ZAMANSKY

Vu
et permis d'imprimer

Le Recteur de l'Académie de Paris

Robert MALLET

